BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER UTRICULARIEN UND GENLISEEN

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät

(Sektion II)

der

Königl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Edmund M. Merl

18. Juni 1914

Jena
Gustav Fischer
1915.

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER UTRICULARIEN UND GENLISEEN

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät

(Sektion II)

der

Königl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Edmund M. Merl

ACAD.
LUGD. BAT.
BIBL.

18. Juni 1914

Jena
Gustav Fischer
1915.

Separatabdruck aus: „Flora“ oder: Allgemeine botanische Zeitung.
Neue Folge. Achter Band. (Der ganzen Reihe 108. Band.) Heft 1.
Herausgeber Prof. Dr. K. Goebel in München.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Einleitung.

Die Schwierigkeit, mit der sich ein größeres für genauere morphologische Studien brauchbares Material tropischer Utricularien beschaffen läßt, macht es erklärlich, daß eine große Anzahl von Arten in ihrem vegetativen Aufbau noch immer unbekannt geblieben sind. Bei der Bedeutung, die diese Pflanzengruppe aber für den Morphologen hat wegen ihrer Vielgestaltigkeit und der eigentümlichen Sonderstellung, die sie durch ihr ganzes Verhalten unter den Dikotylen einnimmt, sind weitere Untersuchungen immer noch von Interesse, wenngleich es sich nach den grundlegenden Arbeiten Goebel's u. a. mehr um vervollständigende Beiträge als um die Entdeckung von prinzipiell Neuem handeln kann. Andererseits zeigte es sich nach allen bisherigen Erfahrungen, daß auch die Systematik aus der genauen Kenntnis der vegetativen Merkmale, besonders der Gestalt der Blasen, bei den einzelnen Spezies für ihre Zwecke Gewinn ziehen kann.

Ein ungewöhnlich reiches, von Herrn Geheimrat von Goebel mir in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestelltes Material ermöglichte mir die Untersuchung einer Reihe noch wenig bekannter Utricularien und Genliseen. Die Hauptmasse der größtenteils in Alkohol konservierten Pflanzen wurde von Dr. Philipp von Luetzelburg im Staate Rio de Janeiro gesammelt. Außerdem erhielt ich von Geheimrat von Goebel von seinen Reisen nach Australien und Brasilien mitgebrachtes Material, ferner durch seine gütige Vermittlung: die große Utricularienkollektion des Regnell'schen Herbars (Stockholm), von Prof. R. E. Fries (Upsala) zwei afrikanische Genliseen, von L. Rodway (Hobart, Tasmanien) zwei australische Arten von Utricularia, und einige von E. Ule in Britisch-Guayana gesammelte Arten. Nicht unerwähnt soll bleiben, daß sich zurzeit im hiesigen Botanischen Garten eine stattliche Anzahl tropischer Utricularien[1]) lebend befindet, die mir

1) Utricularia Dusenii Sylven, U. exoleta R. Br., U. longifolia Gardn., U. montana Jacq., U. nelumbifolia Gardn., U. reniformis St. Hil., U. triloba Benj., U. uliginosa Benth. (U. prehensilis E. Mey.).

Gelegenheit zu verschiedenen experimentell-morphologischen Versuchen boten.

Im ersten Teil der vorliegenden Arbeit werden also verschiedene Vertreter der Gattungen Genlisea und Utricularia (neben einigen australischen Arten von Utricularia, vorwiegend brasilianische) beschrieben, daran anschließend die Blüten- und Samenentwicklung von Genlisea und die Samenentwicklung verschiedener Utricularien. Der zweite, experimentelle Teil bringt einige Regenerationsversuche, sowie Versuche Blätter auf experimentellem Weg in Ausläufer überzuführen.

Genlisea.

Die von St. Hilaire entdeckte Gattung Genlisea wurde zum ersten Male von Warming[1]) anatomisch genauer untersucht, und zwar beziehen sich seine Angaben auf Genlisea ornata Mart. Außerdem finden sich ausführliche Darstellungen der Morphologie und Biologie dieser Art in den Werken Darwin's[2]) und Goebel's[3]). Von den übrigen Arten ist nur Genlisea violacea St. Hil. durch Goebel[4]) näher bekannt geworden. Kamienski's[5]) und Darwin's Notizen über einige andere Spezies sind kurz gehalten.

Bei meinen Untersuchungen lag mir Alkoholmaterial vor von: Genlisea ornata, gesammelt von Goebel und Luetzelburg in Brasilien, von einer kleineren unbestimmbaren von Goebel gesammelten Art, von Genlisea cylindrica und Genlisea filiformis (Herb. Regnell) und der kleinen von Fries in Afrika (Nord. Rhodesia) gefundenen Genlisea glandulosissima Fries[6]).

Auf die anatomischen und morphologischen Verhältnisse von Genlisea ornata will ich nicht weiter eingehen, nur auf die Verzweigungsart dieser Pflanze möchte ich kurz hinweisen. Warming (l. c.) bemerkt hierzu folgendes: „Le rhizome est vertical et tout couvert de feuilles

---

1) Warming, E., Bidrag til Kundskaben om Lentibulariaceae (Videnskabelige Meddelelser fraden naturhist. Forening i Kjöbenhavn), 1874, Nr. 3—7.

2) Darwin, Ch., Insektenfressende Pflanzen. Übersetzt von Carus. Stuttgart 1876.

3) Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen, II, pag. 121—127. Marburg 1891. — Organographie der Pflanzen, I. Jena 1913.

4) Goebel, K., Zur Biologie v. Genlisea. Flora 1893, Bd. LXXVII, pag. 208—212.

5) Kamienski, Fr., Recherches sur la famille des Lentibulariées (Utriculariées), pag. 179—210; in Odessaer Naturf. Ges. 1890.

6) Die Bestimmung dieser Art und der im Folgenden erwähnten G. africana verdanke ich Herrn Prof. Rob. E. Fries, dem ich an dieser Stelle für seine freundliche Unterstützung bestens danke.

sans bourgeons axillaires; à son extrémité supérieure, sous la base de l'inflorescence terminale, se trouvent quelques gros bourgeons d'où se développeront des rameaux du rhizome." Auch von Goebel und Kamienski wurden diese eigenartigen Seitenknospen erwähnt. Über ihre Entwicklung ist noch nichts bekannt. Leider gestattete auch mein Material keine Entscheidung der Frage. Die Anlage der Knospen findet eben vermutlich zu einer Zeit statt, wo die Blüten noch nicht entfaltet sind, während meine Exemplare in voller Blüte standen und bereits Seitensprosse von mindestens 5 mm Länge besaßen. Da eine Bildung von Achselsprossen bei Genlisea ornata bis jetzt nicht beobachtet wurde, wäre es vielleicht denkbar, daß nicht der ganze, große, scheibenförmige

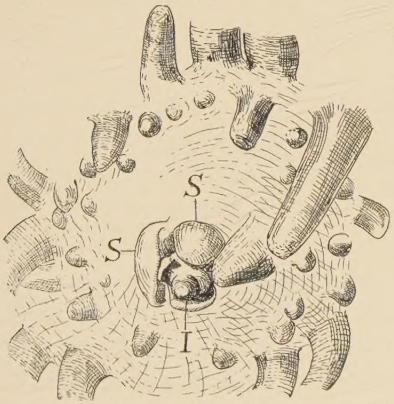

Fig. 1. Vegetationspunkt d. Stämmchens von Genlisea ornata. *S* Schuppenblätter, *I* junge Infloreszenz.

Fig. 2. Genlisea spec. Natürliche Größe.

Vegetationspunkt des Stämmchens zur Bildung der Infloreszenz aufgebraucht wird, sondern daß ein Rest meristematischen Gewebes an deren Basis noch einige Zeit zurückbleibt. Aus diesem würden dann die Seitenäste hervorgehen. Jugendstadien, wie z. B. das in Fig. 1 abgebildete scheinen mir dies nahe zu legen: In der Mitte des schwach gewölbten Vegetationspunktes erhebt sich die junge Infloreszenz mit einigen bereits deutlich entwickelten Schuppenblättern, die Hauptmasse des übrigen Vegetationspunktes scheint zunächst bei der Bildung des Blütenschaftes

noch unbeteiligt und in der Bildung von Laub- bzw. Schlauchblättern begriffen zu sein.

Während es mir nun bei dieser Art nicht gelang, die Entwicklung der Seitenäste sicher festzustellen, konnte ich dies bei einer anderen, von Goebel bei Bello Horizonte (Minas Geraes) gesammelten Spezies. Es war eine kleinere, gelbblühende, in mancher Hinsicht der Genlisea ornata ähnliche Form, die ich in Ermangelung erwachsener Blüten nicht bestimmen konnte, und von der Fig. 2 ein Habitusbild wiedergibt.

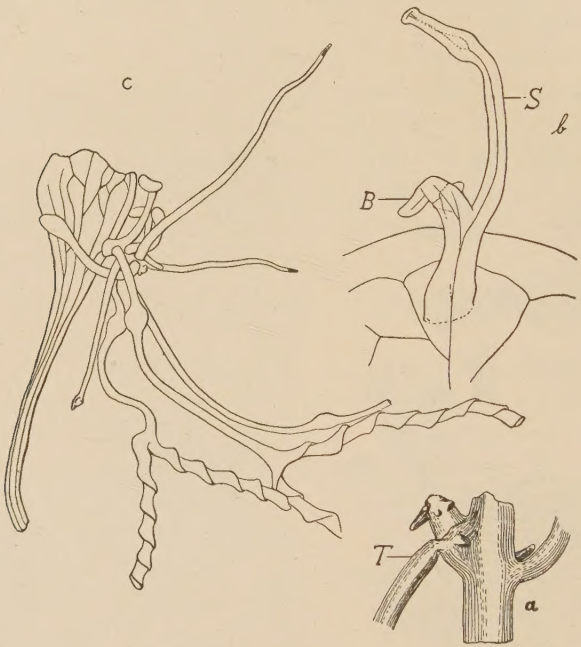

Fig. 3. Genlisia spec. *a* Achselsproß; *T* Tragblatt. — *b* Adventivsproßbildung an einem Blatt; *B* junges Blatt; *S* Schlauch. — *c* Seitlicher Adventivsproß an einem Blatt.

Möglicherweise handelt es sich um Genlisea repens Benj., von der es in der Originaldiagnose[1]) über die unterirdische Verzweigung heißt: „Radix subinde plures pollices longa repens, fibris ½—1 poll. longis subsimplicibus albidis; emmittens stolonem apice scapiferum superne dense foliosum.

Von Genlisea ornata unterscheidet sie sich habituell vor allem durch ihren lockeren Wuchs, durch die reichliche Verzweigung, durch die rundliche schärfer gegen den Blattstiel abgesetzte Blattform und

1) Benjamin, L., Utriculariae in Martius, Flora brasiliensis, X, pag. 253, 1847.

durch die langgestreckten, im Schlamm kriechenden Rhizome, die auf den ersten Blick fast an die Ausläufer einer Utricularie erinnern könnten. Im Gegensatz zu Genlisea ornata, bei der, wie gesagt, Achselsproßbildung nicht bekannt ist, scheint dies bei dieser Art die Regel, ja die ganze Verzweigung beruht darauf. Fig. 3*a* stellt einen solchen noch jungen Achselsproß dar. Das Tragblatt saß in diesem Falle an einem älteren Sproß, der seinerseits ebenfalls in der Achsel eines nahe an der Infloreszensbasis stehenden Blattes aufgetreten war.

Die Art ist übrigens auch insofern bemerkenswert, als ich bei ihr zwei abgerissene Blättchen mit Regenerationserscheinungen fand. Abgesehen von der Adventivsproßbildung an den Infloreszenzen von Genlisea violacea, die Goebel (1893 l. c.) abbbildete, ist bis jetzt nichts über Regeneration bei Genlisea bekannt. Das eine Blatt (Fig. 3*b*) war 7 mm lang und trug nahe der Spitze einen Adventivsproß, an dem sich bereits ein Laubblatt und ein Schlauchblatt gebildet hatten. Bei dem anderen an der Spitze abgefaulten Blatt befand sich das Regenerat seitlich gegen den Blattrand über einem Gefäßbündel. Wie Fig. 3*c* zeigt, ist der Sproß beträchtlich älter als im ersten Falle, ebenfalls radiär gebaut und bereits mit einer Anzahl Laub- und Schlauchblättern in spiraliger Stellung versehen, und zwar in der lockeren, für die Art typischen Anordnung. — Aus diesen Beobachtungen geht hervor, daß Genlisea eine ähnlich starke Regenerationsfähigkeit besitzt wie Utricularia und daß die Blätter von Genlisea hierbei eine ähnliche, mit dem Spitzenwachstum der Blätter zusammenhängende Polarität erkennen lassen.

Anatomisch unterscheidet sich die Art von Genlisea ornata vornehmlich durch das Vorhandensein eines Ringes aus sklerenchymatischem Gewebe im Rhizome. Außerhalb des Sklerenchymringes liegt eine breite Rindenschicht aus parenchymatischen, Stärke führenden Zellen mit ziemlich großen Interzellularen. Innerhalb des Sklerenchymringes liegt eine größere Anzahl von Phloembündeln in ringförmiger Anordnung, daneben im Mark verstreut liegen die Gefäße. Wir haben also ein ganz ähnliches Bild wie bei Querschnitten durch die Infloreszenz. Auch die Rhizome von Genlisea filiformis enthalten Sklerenchym, nur mit dem Unterschied, daß hier wegen der dichteren Belaubung der Sklerenchymring von zahlreichen Blattspuren durchbrochen erscheint. Der Bau der Infloreszenzen bot bei allen von mir untersuchten Genliseen[1]) wenig Unterschiede. Alle zeigen: Epidermis, Rindengewebe, Sklerenchymring, Phloembündel in ringförmiger Gruppierung, im Mark verstreute Gefäße.

1) G. cylindrica Sylven, G. filiformis St. Hil., G. ornata Mart., G. violacea St. Hil., G. spec. (Bello Horizonte), G. africana Oliver, G. glandulosissima Fries.

Normal gebaute Gefäßbündel fehlen augenscheinlich den Infloreszenzen sämtlicher Genliseen. Eine ähnliche Übereinstimmung herrscht in der Blattanatomie: Das Mesophyll ist äußerst wenig differenziert und besteht nur aus ein bis vier Zellagen. Die Blattnerven sind in Mehrzahl vorhanden und anastomosieren untereinander. Ihre ein bis drei Gefäße haben die normale, der Blattoberseite zugewendete Lage. Der bei Genlisea ornata so mächtige Schleimbelag, der von den epidermalen Köpfchendrüsen abgesondert wird, findet sich bei keiner der anderen Arten in solcher Menge. Die Hauptunterschiede zwischen den einzelnen Spezies bezüglich des Blattbaues bestehen in dem Vorhandensein von Spaltöffnungen bzw. deren Verteilung auf der Blattspreite: Gänzlich fehlen die Spaltöffnungen an den Blättern von Genlisea ornata (was vielleicht mit der reichlichen Schleimsekretion zusammenhängt); sehr spärlich kommen sie bei Genlisea spec. (Bello Horizonte) und Genlisea filiformis vor. Bei diesen zwei Arten sitzen sie auf der Blattunterseite gegen die Blattspitze zu. Auch Genlisea glandulosissima trägt sie auf der Blattunterseite, doch in ziemlicher Anzahl und gleichmäßiger Verteilung. Beiderseits Spaltöffnungen haben die Blätter von Genlisea africana (leg. Fries, Kongo bei Katanga), Genlisea cylindrica und Genlisea violacea, letztere in auffallend großer Zahl.

Der allgemeine Bau der Schlauchblätter wurde von Darwin, Goebel und Warming bereits so genau beschrieben, daß ich mich an dieser Stelle auf die Angabe der Differenzen, die hierin zwischen den einzelnen Formen vorkommen, beschränken kann. Im allgemeinen finden sich wenig Abweichungen vom Grundtyp, wie ihn etwa Genlisea ornata darstellt. Abgesehen von Größenunterschieden, die sich zahlenmäßig schwer festlegen lassen, variiert die Form des Kessels (z. B. hat Genlisea spec. [B. H.] einen außergewöhnlich stark gebauchten runden Kessel, Genlisea cylindrica dagegen einen zylindrisch gestreckten, allmählich in Halsteil und Stiel übergehenden). Abweichend gebaute Reusenhaare fand Goebel[1]) bei Genlisea violacea. Auch die Verteilung der vierzelligen Drüsenhaare im unteren Teil der Schläuche und im Kessel zeigt Verschiedenheiten: Während die anderen Arten im Kessel hufeisenförmige Anhäufungen der vierzelligen Haare erkennen lassen, die vom Grund des Kessels dem Verlauf der rippenartig vorspringenden zwei Blattnerven folgend bis zur halben Höhe (oder etwas darüber) der Seitenwände emporziehen, verteilen sich bei Genlisea cylindrica die nicht sehr zahlreichen Drüsenhaare gleichmäßig über das Innere der ganzen Kessel-

1) Goebel, a. a. O. 1893.

wand. Dafür finden sie sich im unteren Halsteil unterhalb der einzelnen Reusentrichter in größerer Menge, so daß sie dort deutliche Ringe bilden. Bei Genlisea filiformis wäre eine Angabe Darwins (l. c.) richtig zu stellen, der bei dieser Art Blasen erwähnt, der dortigen Beschreibung nach ähnlich gebaute, wie bei Utricularia triloba (s. u.). Es dürfte sich dabei wohl um eine Verwechslung mit einer Utricularia handeln, oder es befanden sich unter dem Material Blasen einer solchen, was bei diesen an gleichen Standorten wachsenden Pflanzen sehr häufig der Fall ist. Genlisea filiformis hat echte Genliseenschläuche, die sich vor denen der anderen Arten durch etwas weniger weit gegen den Kessel herunterreichende Reusenhaartrichter auszeichnen.

Nach alledem zeigt es sich also, daß die Arten von Genlisea hinsichtlich ihrer anatomischen und morphologischen Merkmale eine viel geschlossenere Gruppe bilden als die Gattung Utricularia. — Offenbar stellen sie einen phylogenetisch älteren Typ dar. Sieht man von der eigenartigen völlig auf die Gattung Genlisea beschränkten Gestalt der Schlauchblätter, sowie der hier noch nicht eingetretenen Arbeitsteilung[1]) in Wurzelblätter (Rhizoiden) und Schläuche ab, so lassen sich Genlisea am nächsten die primitiven australischen Utricularien anreihen.

Als Übergang zu den Untersuchungen, die sich mit den brasilianischen Arten befassen, möchte ich daher zunächst einige australische Utricularien behandeln. Von den sogenannten primitiven Formen wurden außer der Gattung Polypompholyx[2]) bisher erst zwei morphologisch genauer untersucht: die von Goebel (l. c. 1898) beschriebene Utricularia Hookeri Lehm. und die von Luetzelburg[3]) beschriebene Utricularia Menziesii R. Br. Die beiden, im folgenden geschilderten Arten können als Übergangsformen von den primitiven durch die genannten Arten vertretenen Typ zu den höheren Land-Utricularien aufgefaßt werden.

Utricularia dichotoma Labill.
(leg. L. Rodway, Tasmanien).

Wie bei allen primitiven Utricularien fällt auch bei U. dichotoma das Mißverhältnis zwischen der Ausbildung der vegetativen und der generativen Organe ins Auge. An meinen Exemplaren betrug z. B. die

1) Goebel, Organographie, pag. 444, 1898.

2) Lang, F. X., Morphologie, Untersuchungen über Morphologie, Anatomie und Samenentwicklung von Polypompholyx und Byblis gigantea. Flora 1901, Bd. LXXXVIII, pag. 149—179.

3) Luetzelburg, Ph. v., Beiträge zur Kenntnis der Utricularien. Flora 1910, Bd. C, pag. 203—206.

Länge des Blütenschaftes 20 cm, die Länge eines der in basaler Rosette angeordneten Blätter betrug kaum 1 cm. Anatomisch unterscheidet sich die kahle, aufrechte, schuppenlose Infloreszenz kaum von der von Polypompholyx: Wie bei jener ist das aus ca. 17 einzelnen Bündeln bestehende Phloem zwischen die Zellen des Sklerenchymringes eingekeilt, der es von den in der Markperipherie zerstreuten, in annähernd gleicher Zahl vorhandenen Gefäßen trennt. Dabei stehen die Gefäßgruppen nicht etwa den Siebelementen gegenüber, sondern haben eine etwas seitliche Lage, so daß, wenn man sich Phloem und Xylem durch eine Linie verbunden denkt, ungefähr eine Wellenlinie entstehen würde. Derselbe Bau herrscht bei U. Menziesii, nur kommen hier auch in den inneren Teilen des Markes noch Gefäße vor, wodurch das Bild an Regelmäßigkeit verliert. In den Blüten verliert sich das Sklerenchym nach der Ansatzstelle der Blüte hin allmählich; an seine Stelle tritt ein Mantel von parenchymatischem Gewebe, der die Gefäße umgibt und sie vom Phloem sondert; Verhältnisse, wie sie sich auch bei Polypompholyx finden. Über die großen violetten Blüten, die sehr an die von U. volubilis R. Br. (Fig. 6) erinnern, ist nichts Besonderes zu sagen. Interessanter sind die vegetativen Organe. U. dichotoma und die folgende Art U. volubilis bilden nämlich, wie schon erwähnt, Übergangsformen von den primitiven Typen, wie U. Hookeri oder Polypompholyx zu den übrigen Landutricularien. Um an den Bau der zuletzt genannten Pflanzen zu erinnern, so besitzen diese an ihren kurzen wurzellosen, mit der Infloreszenz abschließenden Stämmchen dreierlei Organe, deren Homologie von Goebel zuerst nachgewiesen wurde: Laubblätter, Wurzelblätter (Rhizoiden) und Blasen. Alle diese Organe finden wir an der Basis der Infloreszenz der U. dichotoma wieder, nur mit dem Unterschiede, daß hier noch Ausläufer dazu kommen. Die Pflanze behält also dauernd eine Gestalt, wie etwa die Keimpflanzen von U. montana oder einer anderen terrestrischen Art.

Die breitlanzettlichen, keinerlei andere Organe hervorbringenden Blätter werden von einem einzigen Gefäßbündel durchzogen. Nach Form und Anatomie unterscheiden sie sich kaum von denen von Polypompholyx und U. Menziesii. Wir haben eine chlorophyllose Epidermis mit kleinen Cuticularhöckern, ein drei bis vier Zellagen mächtiges Assimilationsgewebe, dessen Zellen dieselbe Form wie die des stärker entwickelten Schwammparenchyms besitzen. Querschnitte durch den mittleren Teil des Blattes geführt, zeigen die zwei bis drei Gefäße des Blattnerven der Blattoberseite zugewandt, den Siebteil in zwei Teile gesondert, zu beiden Seiten der Gefäße, jedoch der Unterseite genähert.

Die Blattwurzeln entspringen zwischen den Blättern der Grundrosette und bilden einen dichten Büschel an der Infloreszenzbasis (Fig. 4). Sie haben eine Maximallänge von 3 cm, sind dicht mit Drüsenhaaren übersät und sehr zart.

Zwischen den Rizoiden treten am Stämmchen einzelne kurz gestielte Blasen (Fig. 5*a*) auf. Sie gehören demselben Typ an, wie die von U. Hookeri, U. Menziesii und U. monanthos[1]). Zwei breite, leicht wellig gezähnte Flügel laufen von der Ansatzstelle der Blase gegen die Mündung der Blase hin und lassen zwischen sich eine Bahn frei. Von der Stirn der Blase beugt sich ein rüsselartiger Fortsatz schützend über den Eingang; zwei weitere leicht dachig abwärtsgebogene Flügelvorsprünge

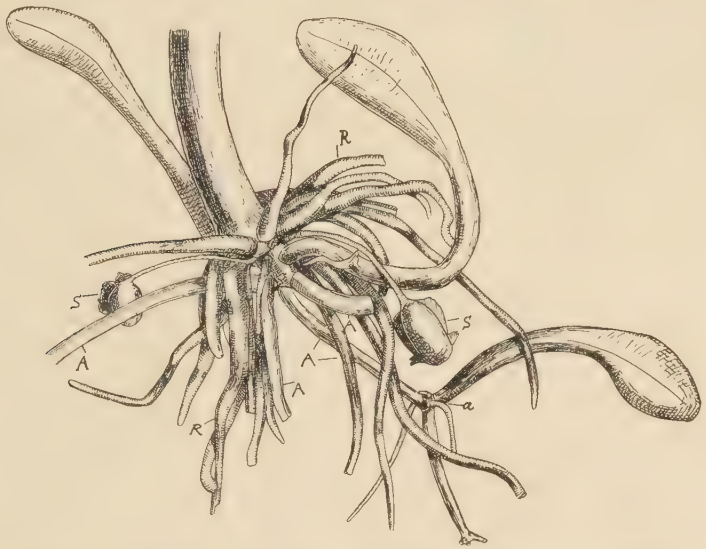

Fig. 4. Utricularia dichotoma. Infloreszenzbasis. *A* Ausläufer; *R* Rhizoiden; *S* Stämmchenblasen.

stehen rechts und links davon und bewahren die Blase vor dem Eindringen von Sand, Erde und großen Tieren. Dem Blaseneingang vorgelagert liegt in einer leichten Einsattelung ein Polster knopfförmiger Drüsenhaare, das wohl bei der Anlockung der Beute eine Rolle spielt. Die Klappe, die als Anhangsgebilde nur einige biskuitt- und knopfförmige Haare trägt, ähnlich wie die der U. Menziesii, legt sich dicht dem, in seinem hinteren Teil plötzlich steil nach dem Blaseninnern abfallenden Wider-

1) Thomson, G. M., Fertilization of New Zealand flowering plants. Transact. and Proc. of the New Zealand Inst. 1880, Vol. XIII, pag. 274 ff.

lager an. Dieses ist auf der Unterseite dicht mit zweiarmigen Haaren besetzt, während an den anderen Stellen im Innern die zweiarmigen Haare durch vierarmige vertreten werden. Von den Blasen der U. Menziesii unterscheiden sich die der U. dichotoma vorzüglich durch die starke Ausbildung der Längsflügel, durch die schwache nur als Einbuchtungen angedeutete Gliederung der Flügel gegenüber den stark zerschlitzten Flügeln der U. Menziesii, sowie durch ihre linsenförmige, an den Flanken stärker abgeplattete Gestalt. Die wohl ebenfalls hierher gehörige U. monanthos zeichnet sich durch Längsflügel aus, die an ihrer unteren Ansatzstelle stärker vorspringen und fast rechtwinklig abgestutzt sind (vgl. Abb. bei Thomson l. c.). Für U. Hookeri sind die, in ihrem oberen Teil die Blase überragenden, gefransten Längsflügel und der gleichfalls in mehrere Lappen aufgelöste Medianrüssel charakteristisch.

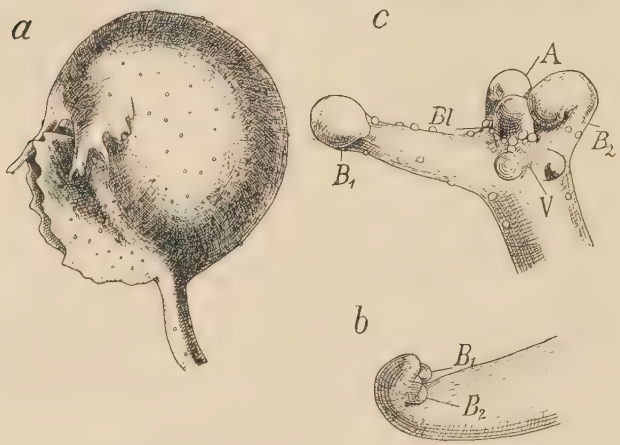

Fig. 5. Utricularia dichotoma. *a* Blase; *b* u. *c* Ausläuferspitze. *A* Ausläufervegetationspunkt; B_1, B_2 Blasen; *Bl* Blatt; *V* Sproßvegetationspunkt.

Als vierten Organtyp bringt die Pflanze auch noch Ausläufer hervor, die im allgemeinen am unteren Teil des sehr kurzen Stämmchens entspringen, wogegen Rhizoiden, Blasen und Blätter etwas mehr oberhalb sitzen. Leider waren an meinen Pflanzen die Ausläufer größtenteils abgerissen, indes fanden sich doch noch genügend Bruchstücke, um einigen Einblick in die hier herrschende eigenartige Bildung der an den Ausläufern stehenden Organe: Blasen und Blätter zu gewinnen. Betrachten wir die Spitze eines jungen Ausläufers (Fig. 5 *b*), so sehen wir neben dem eingekrümmten Vegetationspunkt des Ausläufers rechts und links gegen die Oberseite hinaufgerückt je eine Anlage einer Blase, dazwischen teilweise durch die Blasenanlage verdeckt einen Vegetationspunkt. Ein älteres Stadium (Fig. 5 *c*) zeigt zwischen den beiden Blasenanlagen ein junges Blatt, auf dessen von der Ausläuferspitze abgekehrten Seite ein Vegetationspunkt mit zwei Höckern liegt. Für die entwick-

lungsgeschichtliche Deutung gibt es hier zwei Möglichkeiten: entweder wir fassen das Blatt als das primäre aus dem in Fig. 5*b* noch ungegliederten Vegetationspunkt entstandene Gebilde auf, in dessen Achsel sich dann der zweite Vegetationspunkt gebildet hat; oder wir nehmen den Sproßvegetationspunkt als das primäre Gebilde an, an dem sich schon sehr frühzeitig die beiden Blasen und etwas später das Blatt gebildet haben. Die scheinbar axilläre Lage des Vegetationspunktes ließe sich dadurch erklären, daß er durch das rascher wachsende Blatt in diese Stellung gedrängt wurde. Aus Analogiegründen mit der folgenden verwandten Art, sowie mit U. Herzogii[1]), bei der gleichfalls zwei Blasen schon frühzeitig angelegt werden, zwischen denen sich dann ein Blatt entwickelt, ist vielleicht die zweite Erklärung die wahrscheinlichere, doch ließ sich die Frage bei meinem spärlichen Material nicht mit absoluter Sicherheit entscheiden. In manchen Fällen (vgl. Fig. 4*a*) kann sich der Vegetationspunkt in der Bildung von zwei Blasen und einem Blatt erschöpfen, in anderen Fällen scheint er als Sproß weiterzuwachsen. Blasen ohne Beziehung zu Blättern konnte ich bei dieser Art nicht wahrnehmen. Die Stellen, wo solche Organbildungen an den Ausläufern stattfinden, sind markiert durch eine leichte Einschnürung, außerdem unterscheidet sich das Zellgewebe an den Anheftungsstellen der Blasen und Blätter, an denen gewöhnlich auch die Abtrennung der Organe erfolgt, durch etwas gequollen erscheinende Zellmembranen.

Übrigens ist dies auch bei vielen anderen Utricularien zu beobachten.

Utricularia volubilis R. Br.
(leg. Goebel, W.-Australien.)

Zu derselben Gruppe wie U. dichotoma gehört auch U. volubilis. Ihre Infloreszenzen sind windend, wie aus Fig. 6 ersichtlich, und erreichten bei den untersuchten Pflanzen die stattliche Länge von 30 cm. Anatomisch sind sie insofern bemerkenswert, als sie auf Querschnitten eine Struktur zeigen, die sonst nur den Blütenstielchen der anderen verwandten Arten zukommt. Das Sklerenchym fehlt vollständig. Der Xylemteil, der sich aus einzelnen Gefäßen oder aus Gruppen von zwei oder drei Gefäßen zusammensetzt, wird von den ca. 12 Siebgruppen des Phloems durch Parenchym geschieden. Die Zahlen der Xylem- und Phloemgruppen entsprechen ungefähr einander. Die Rindenschicht hat eine Stärke von sechs Zellagen. Die Infloreszenz ist blattlos bis auf die schild-

1) Luetzelburg, Ph. v., a. a. O. pag. 201—202.

förmigen Deckblätter der Blüten und zwei kleine pfriemliche Vorblätter. Die Blüten haben eine wenig entwickelte, in der Mitte eingekerbte, abgestutzte Oberlippe und eine um so größere (ausgebreitet 2,5 cm breite) ungeteilte Unterlippe, die dem Sporn fast beweglich angegliedert ist.

Fig. 6. Utricularia volubilis. *A* Ausläufer; *L* Laubblatt; *R* Rhizoid; *S* Sprosse bzw. Anheftungsstellen von Blasen

Über die Morphologie der vegetativen Organe ist wenig bekannt. Die Angaben der Flora australiensis [1]) sind sehr ungenau: „Scapes rather slender with a radical tuft of filaments, some of them bearing rather large utricles (often 2 lines diameter), but no leaves seen." Betrachten wir diesen „radical tuft" näher, so sehen wir, daß er von Wurzelblättern, Laubblättern, Blasen und Ausläufern gebildet wird, die alle an dem kriechenden Stämmchen entspringen. Der Vegetations-

1) Bentham, George, Flora australiens, Vol. IV, pag. 529. London 1869.

punkt des Stämmchens nichtblühender Exemplare erinnert in seiner Form an den von Genlisea, er ist ziemlich groß und gänzlich umhüllt von den an ihm entspringenden Organen.

Die Laubblätter sind bei einer Länge von bis 3 cm von schmaler linealer Gestalt. Sie haben beiderseits Spaltöffnungen in geringer Zahl, sowie schleimabsondernde Drüsenhaare. Ihre Anatomie ist sehr primitiv: Auf die chlorophyllose Epidermis folgt als Assimilationsgewebe eine chlorophyllreiche Zellschicht, die sich von den übrigen Mesophyllzellen nur durch den stärkeren Chlorophyllgehalt auszeichnet. In der Mitte verläuft ein, nur aus einem einzigen Gefäß und einigen Phloemgruppen bestehendes Leitbündel. Der Gefäßteil zeigt die normale Lage.

Diese Laubblätter treten gegenüber den Rhizoiden an Zahl so zurück und sind überdies durch Übergangsformen mit ihnen verbunden, so daß sie bisher übersehen wurden (cfr. Diagnose). Dazu kommt, daß die Rhizoiden, Blasen und Blätter nach aufwärts gerichtet sind (wenigstens in meinem Material), was sich vielleicht dadurch erklären läßt, daß man als Standort seichtes Wasser mit schlammigem Grund annimmt, in dem die Pflanze hauptsächlich durch die schon erwähnten Ausläufer verankert wird. Die Funktion der Rhizoiden als Haftorgane würde dann in Wegfall kommen. Dafür scheint außer der borstigen, harten Struktur der Rhizoiden, die viel zu dem eigentümlichen Habitus der Pflanze beiträgt, der Chlorophyllgehalt der Rhizoiden und Blasenstiele, und die relative Armut der Rhizoiden an Drüsenhaaren zu sprechen.

Fig. 7. Utricularia volubilis. *a* Ausläuferblase; *b* Stämmchenblase.

Die Stiele der am Stämmchen stehenden Blasen sind nur durch die an ihrem Ende sitzende Blase von den Blattwurzeln unterschieden. Die Blasen, die, wie schon in der Diagnose hervorgehoben wird, durch ihre Größe auffallen, sind sehr ähnlich denen von U. Hookeri und eigentlich nur durch die weniger starke Verlängerung der Längsflügel nach oben von diesen unterschieden (Fig. 7 *b*). Der Bau der Klappe und des Blaseninnern ist wie bei U. dichotoma.

Die Ausläufer sind auffallend kräftig und ziemlich lang, ich maß Stücke von 10 cm Länge. Sie führen in ihrem Rindenparenchym reichlich Stärke, spielen also auch als Reservestoffbehälter eine Rolle. Ein

Strang von 5—7 Gefäßen, den im Halbkreis etwa 8—10 Phloemgruppen umschließen, nimmt die Mitte des Ausläufers ein.

Die Organbildung an den Ausläufern ist eine sehr merkwürdige und kommt bei keiner der bis jetzt bearbeiteten Formen vor. Am ehesten ließe sie sich noch mit der von U. dichotoma vergleichen.

Dorsal in einer Linie sitzen in annähernd gleichen Abständen radiäre Sprosse, die eine verschiedene Entwicklung nehmen können und von denen Fig. 8 *a*—*e* einige Stadien darstellt. Ihre Anlage erfolgt zunächst als einfacher Vegetationspunkt, von dem sich dann einige Höcker abgliedern (Fig. *a*, *b* und *d*), die in der Folge zu Blasen heranwachsen (*d*). In vielen Fällen wird der Vegetationspunkt aufgebraucht zur Bildung von drei seltener nur zwei Blasen (*e*). In anderen Fällen wird aus dem ursprünglichen Vegetationspunkt ein verlängertes Stämmchen, die Blasen werden dann von ihm oft noch ein Stück mit emporgehoben (*c*). Das Stämmchen geht in einen der oben geschilderten Blasen, Rhizoiden und Blätter tragenden Schöpfe über, der seinerseits wieder Ausläufer aussendet. Ob der Vegetationspunkt dieses Schopfes zur Infloreszenz werden kann, konnte ich nicht beobachten, doch ist es wahrscheinlich. Die an den Ausläufern stehenden Blasen und die am oberen Teile der Stämmchen befindlichen, zeigen einen auffallenden Dimorphismus, der am besten aus Fig. 7 *a* und *b* sich erkennen läßt. Abgesehen von ihrer geringeren Größe und mehr rundlichen Form sind die Ausläuferblasen durch eine geringe Zerteilung der flügelförmigen Blasenanhängsel charakterisiert. Sie haben große Ähnlichkeit mit den Blasen der U. dichotoma. Eine Zwischenstellung nehmen die am unteren Teil des Stämmchens stehenden Blasen ein[1]).

Die ganze soeben geschilderte Verzweigungsart legt die Frage nahe, ob es berechtigt ist, die Ausläufer der beiden eben beschriebenen Arten homolog den Ausläufern der übrigen Utricularien zu setzen. Bezüglich U. volubilis ist dies sehr fraglich, vielmehr liegt ein Vergleich mit der Genlisea spec. (B. H.) nahe. Allerdings wäre dann auch die Bezeichnung „Ausläufer" nicht am Platze. Da jedoch die fraglichen Organe ähnliche Funktionen wie die Ausläufer der höheren Utricularien haben, behielt ich diese Bezeichnung vorderhand bei. Zu einer definitiven Erklärung des Vorganges wäre wohl noch eine größere Anzahl von Zwischenstadien, vor allem aber die Nachprüfung an Keimpflanzen erwünscht.

Außer U. dichotoma und U. volubilis lag mir noch eine dritte australische Art vor, U. lateriflora.

1) Nach Lang (a. a. O.) hat auch Polypompholyx zweierlei Blasen.

Utricularia lateriflora R. Br.
(leg. L. Rodway, Tasmanien.)

Die Morphologie dieser Art wurde bereits von Kamienski[1]) im Jahre 1876 untersucht. Die von diesem Autor gemachten Angaben sind im wesentlichen ebenso wie die beigegebenen Abbildungen verlässig; sehr gesucht und unverständlich dagegen ist seine Annahme einer Dicho-

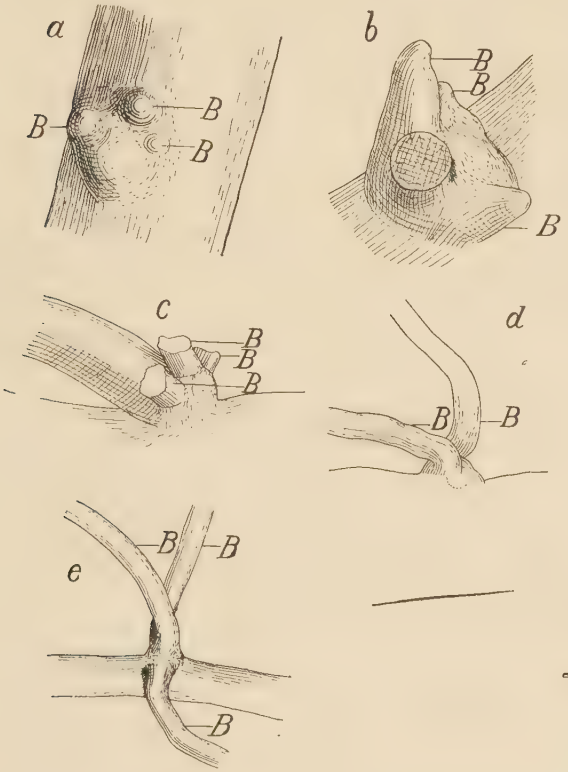

Fig. 8. Utricularia volubilis. *a—e* Sproßbildung an den Ausläufern. *B* Blase.

Fig. 9. Utricularia lateriflora.

tomie des Vegetationspunktes der Keimpflanzen, womit er seine Theorie von der Sproßnatur des ersten bei der Keimung sich bildenden Blattes und des ersten Ausläufers zu begründen sucht. Nachdem in den Werken Goebels wiederholt die Homologie von Ausläufer, Blatt und Blase bei Utricularia, wie sie gerade aus der Organfolge am radiären Sproß der

1) Kamienski, Fr., Porównawcze badania nad wzrostem pływaczy. Rozprawy i sprawozdania z possiedzń wydziału matematyczno-przyrodniczego Akademii Umiejętności, Tome III, pag. 210—240. Krakau 1876.

Keimpflanzen hervorgeht, dargelegt ist, ist ein weiteres Eingehen auf die Kamienski'sche Auffassung an dieser Stelle überflüssig. U. lateriflora gehört bereits zu den höheren Landutricularien, bei denen sich im erwachsenen Zustand keine Blasen am unteren Teil der Infloreszenz vorfinden, sondern nur Blätter und typische Ausläufer, an denen Blätter, Blasen, Ausläufer und sekundäre Infloreszenzen auftreten (Fig. 9). Nach ihrem ganzen Aufbau ist sie verwandt mit der U. rosea[1]). Die bis 8 cm langen Infloreszenzen bringen ein bis zwei leuchtend rote Blüten hervor. Ihr anatomischer Aufbau zeigt den bei den anderen höheren Landutricularien herrschenden Typ[2]): An die mit einzelnen Spaltöffnungen versehene Epidermis grenzt eine schwach entwickelte Rindenschicht, dann folgt ein Ring mechanischen Gewebes mit vereinzelten, an seiner Außenseite eingekeilten Phloemgruppen, den innersten Teil nimmt das Mark ein, das statt echter Leitbündel nur gegen seine Peripherie zu verstreute Siebelemente nach innen zu Gefäße ebenfalls zwischen das Parenchymgewebe eingestreut enthält.

An Blattorganen weist die Pflanze außer einer Anzahl an der Infloreszenz stehender kleiner Schuppenblätter, sowie der Deck- und Vorblätter der Blüten, Laubblätter am Grunde der Infloreszenz auf. Sie kommen dort jedoch nur einzeln neben den Ausläufern vor, bilden also jedenfalls keine Rosette. Dadurch, daß sie am stark verlängerten Blattstiel zweizeilig mit Blasen versehen sind, nähern sie sich schon etwas den Ausläufern. Diesen Eindruck verstärken einzelne ab und zu seitlich an den Blättern entspringende sekundäre Blätter noch mehr. (Vgl. U. affinis oder U. coerulea.)

Ein Fall war besonders merkwürdig, wo in der Achsel eines solchen Blattes zwei weitere Blätter sich befanden, ohne daß ich einen Vegetationspunkt, an dem sie hätten entstanden sein können, bemerken konnte (vgl. *a* in Fig. 9). Am gleichen Blatt entsprang etwas weiter unten neben der Ansatzstelle einer Blase ein Ausläufer. Da der Ausläufer, an dem sich das erwähnte Blatt befand, abgerissen war, so möchte ich annehmen, daß es sich in beiden Fällen um Regeneration handelt. Auch an anderen Blättern fand ich oft neben der Insertionsstelle von Blasen, und zwar in den beobachteten Fällen auf der basalen Seite, Ausläufer (einmal statt dessen auch ein Blatt), doch darf diese Verzweigungsart kaum als die Norm

1) Goebel, K., Morphologische und biologische Studien. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg 1890, Vol. IX.

2) Merz, M., Anatomie und Samenentwicklung der Utricularien und Pinguicula. Diss. Bern 1897.

betrachtet werden, wie dies Kamienski tut. Die Blattspreite hat eine sehr charakteristische Oberseite: Die Epidermiszellen sind alle ziemlich stark paillös ausgebildet. Spaltöffnungen sind auf die Unterseite und den Blattstiel (sehr vereinzelt) beschränkt. Das Mesophyll besteht gemäß der Zartheit der Blättchen nur in ein bis zwei Zellagen. Das einzige Gefäß des Blattnerves hat die normale Orientierung nach der Blattoberseite zu.

Die Ausläufer, deren Spitze nicht eingerollt ist, tragen an den Flanken, wie es scheint, dem Rücken der Ausläufer etwas genähert, Blasen und sekundäre Ausläufer. Die Stellung der Blätter an den Ausläufern war an den Bruchstücken nicht mehr zu ermitteln. Außer in der schon zitierten Kamienski'schen Arbeit findet sich ein Bild einer Blase in seiner Monographie in A. Engler und K. Prantl[1]), die natürlichen Pflanzenfamilien. Kamienskis Vermutung, daß der in der Mediane der Blase befindliche schnabelartige Stirnfortsatz beweglich sei, beruht offenbar auf Irrtum, vielmehr stellt er ein recht massiges Gebilde dar, das sich schwer deformieren läßt.

Damit verlasse ich die in Australien heimischen Arten und wende mich den südamerikanischen vorwiegend brasilianischen zu. Bezüglich der Anordnung der einzelnen Spezies folge ich der morphologischen Einteilung von Goebel (1890 l. c.):

A. Landformen

I mit (normal) blasenlosen Blättern,
II mit blasentragenden Blättern,
III (mit Ausläufer tragenden Blättern)[2]).

B. Wasserformen.

Für die engere Gruppierung innerhalb dieser Kreise wurde neben den sonstigen Merkmalen[3]) besonders der Blasenbau als ausschlaggebend betrachtet.

Utricularia tridentata Sylven.
(leg. Lindmann, Rio Grande do Sul.)

Der Standort dieser und einiger verwandter kleiner, mit grundständigen Blattrosetten versehener Utricularien (in Fig. 10 waren die

1) Kamienski, F., Lentibulariaceae in: A. Engler und K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1895, IV, 3b, pag. 108—123.

2) Da die Durchführung dieser Unterscheidung bei den brasilianischen Arten auf Schwierigkeiten stößt, habe ich nur I und II aufrecht erhalten.

3) Sylven, Nils, Die Genliseen und Utricularien des Regnell'schen Herbariums. Arkiv för Botanik 1908, Bd. VIII, pag. 5.

Blätter bis auf ein junges Blatt abgerissen) wird von Lindmann[1]) in „Vegetationen i Rio Grande do Sul" eingehend geschildert. Es handelt sich hierbei um periodisch (in der Regenzeit) überschwemmte sumpfige Stellen der Campos, an denen in der Trockenzeit außer den genannten Utricularien noch andere Zwergpflanzen auftauchen. Eigentümlich ist, daß U. tridentata morphologisch einen verhältnismäßig niederen Typ darstellt, der allerdings kaum mit dem der australischen Arten verglichen werden kann. Bei dieser und anderen Arten des Regnell'schen Herbars sei bezüglich morphologischer Details (besonders der generativen Organe), die schon von Sylven angegeben wurden, und die nicht unumgänglich notwendig sind, für die Klarheit der vorliegenden Untersuchungen auf diesen Autor verwiesen.

Die Anatomie der Infloreszenz bietet nichts Neues, wir finden die bekannte Unabhängigkeit von Xylem und Phloem, eine gewisse Regelmäßigkeit herrscht insofern, als das markständige Phloem den inneren Teil des Markes einnimmt. Solche und ähnliche anatomische Befunde legen es nahe, die anatomischen Verhältnisse bei Utricularia von bicollateralen Gefäßbündeln abzuleiten, wie dies bereits Schenck getan hat[2]). Dem würde allerdings der Bau der einfachen australischen Arten, denen das markständige Phloem fehlt, widersprechen. Die Anordnung der vegetativen Organe ist aus Fig. 10 ersichtlich: An einem kurzen Stämmchen entspringen Blätter, ihre Gestalt war an anderen Pflanzen länglich-oval, Rhizoiden, Ausläufer und Blasen. Dieses Vorkommen, so eigenartig es im ersten Moment erscheint, ist nicht so überraschend, wenn man sich daran erinnert, daß ja auch alle Keimpflanzen direkt an ihrem radiären Sproß Blasen bilden, und daß hier offenbar durch die Bedingungen des Standorts die vegetative Entwicklung gehemmt ist, so daß die Pflanzen zur Blütezeit noch auf einem keimpflanzenähnlichen Stadium sich befinden.

Die Blätter tragen beiderseits zahlreiche Spaltöffnungen. Ihre Anatomie ist normal. Die Rhizoiden nehmen hauptsächlich den oberen Teil des Stämmchens ein, die typischen Ausläufer stehen im allgemeinen weiter unten, doch gehen die Rhizoiden hier so häufig in blasentragende Ausläufer über, daß eine strenge Unterscheidung nicht möglich ist. An den Flanken sind die Rhizoiden mit oft gegenständigen Klebsprossen

1) Lindmann, C. A. M., Vegetationen i Rio Grande do Sul, pag. 19—20 Stockholm 1900.

2) Schenck, H., Beiträge zur Kenntnis der Utricularien. U. montana Jacqu. und U. Schimperi nov. spez. Pringsheim's Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1887, Bd. XVIII, pag. 230.

versehen. Diese sind selten verzweigt und dicht mit Schleimhaaren bedeckt. Soweit ich an den kurzen Bruchstücken der mir zur Verfügung stehenden Ausläufer sehen konnte, stehen die Blätter an den Ausläufern dorsal, die Blasen dagegen zweizeilig zu beiden Seiten. Die Ausläuferspitze ist nicht eingerollt.

Nach der Blasenstruktur gehört die Pflanze in die Nähe der U. amethystina[1]). Ebenso wie an den Blasen letzterer Spezies finden wir auch bei denen von U. tridentata (Fig. 11) einen dichten Besatz mit langen Schleimhaaren in der ganzen Umgebung des Blaseneinganges und auf der Unterseite der breiten dreieckigen Antennen. Diese dreizelligen Haare, die in der Richtung nach dem Blaseneingang zu konvergieren, sind auch bei dieser Art in Reihen angeordnet, was besonders an den Seiten deutlich hervortritt, da hier die größten Zwischenräume zwischen den Haarreihen liegen. Das Hauptcharakteristikum der Blasen, das sie von den U. amethystina-Blasen unterscheidet, ist ein kinnartiger Vorsprung am Blasenstiel. Gleich den Antennen und Flanken der Blasenmündung ist er bedeckt mit den erwähnten langen Schleimhaaren, und zwar in 3—5 Reihen; außerdem befinden sich an ihm seitlich einige Wasserspalten, eine Erscheinung, die ich nur an Blasen dieses Typs sah. Die

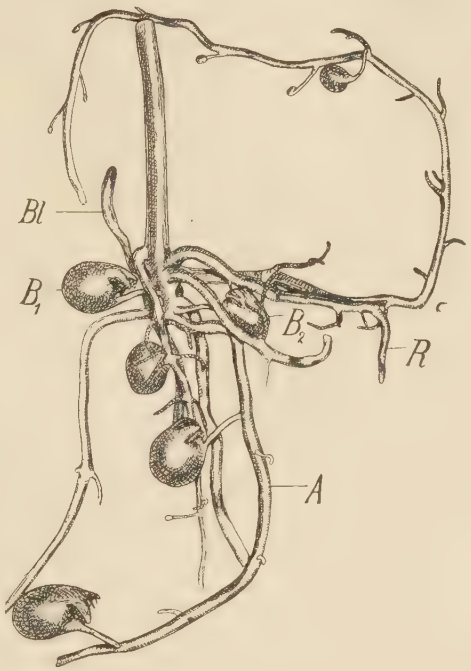

Fig. 10. Utricularia tridentata. *Bl* Blatt; B_1 u. B_2 Stämmchenblasen; *R* Rhizoid; *A* Ausläufer.

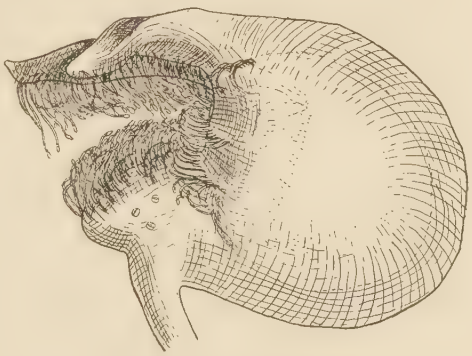

Fig. 11. Utricularia tridentata. Blase.

1) Luetzelburg, a. a. O. pag. 174 ff.

Klappe ist klein und kahl bis auf einige Biskuithaare, das Reusensystem der äußeren Schleimhaare macht einen weiteren Schutz der Blase unnötig. An den Innenwänden sehen wir vierarmige Haare, die an der Innenseite des Widerlagers durch zweiarmige ersetzt sind.

Utricularia bicolor St. Hil.
(leg. Malme).

Soweit sich an dem spärlichen Material feststellen ließ, schließt sich U. bicolor nach Anatomie und Morphologie sehr eng an U. tridentata an. Nach Malme's Notiz[1]) über den Standort: Aricá pr. Cuyabá loco renoso-argilloso, humido vel humidiusculo (loco siccissimo Utriculariarum) handelt es sich um eine nur wenig Feuchtigkeit benötigende Art. Tatsächlich finden sich Spaltöffnungen an den Rosetten bildenden Blättern nur unterseits in geringer Anzahl in der Gegend der Spitze; doch fragt es sich, ob dieser Umstand auf den Standort allein zurückzuführen ist, die bei Genlisea gemachten Erfahrungen mahnen zur Vorsicht. Andererseits ist auch das Verhältnis von Sklerenchym und Rindenparenchym (zwei Zellagen) bei den Infloreszenzen im Vergleich mit U. tridentata zugunsten des Sklerenchyms verschoben. Stämmchenblasen konnte ich nicht nachweisen, doch vermute ich, daß sie auch hier vorkommen und nur an den untersuchten Pflanzen abgerissen waren. Von Rhizoiden fand ich nur wenig. Bruchstücke ließen einen ähnlichen Bau wie bei der vorigen Art erkennen, vielleicht etwas zarter und nur unverzweigte Klebsprosse tragend. Die Ausläufer zeigten eine gerade Spitze, Blasen waren nur mehr einige wenige vorhanden, diese standen zweizeilig, zwei von ihnen hatten einen so kurzen Stiel, daß man sie fast als sitzend bezeichnen könnte (vgl. Fig. 12*a*). Sie waren beträchtlich größer als die Blasen der vorigen Art, sonst aber von gleichem Typ, unterschieden im wesentlichen nur durch auch im Verhältnis längere Antennen und ein längeres abwärts gekrümmtes Kinn, das mit einer größeren Anzahl Spaltöffnungen versehen war. Übrigens fanden sich auch auf den Ausläufern vereinzelte Spaltöffnungen; es ist dies bei Utricularia nichts Neues, schon Schenk (l. c.) stellte dies für U. montana fest.

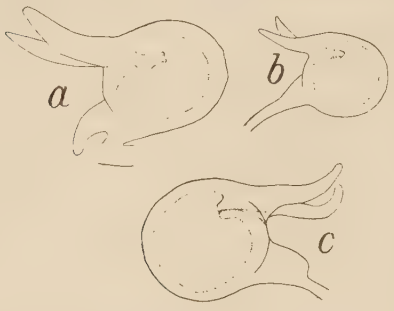

Fig. 12. Blasenprofile. *a* U. bicolor; *b* U. globulariaefolia; *c* U. amethystina.

1) Sylven, a. a. O. pag. 27.

Utricularia modesta DC.

(leg. Lindmann, Matto Grosso, leg. Regnell, Caldas.)

Trotz der gelben Blütenfarbe (violett bei den anderen Arten) möchte ich diese Art in dieselbe Gruppe stellen wegen ihrer grundständigen Blattrosette, der ähnlichen Blattform und wegen des Blasenbaues. Daß die Anatomie keine Unterschiede bietet, besagt nichts, da ihr, wie auch Luetzelburg (l. c.) betont, für die Systematik der Utricularien wenig Bedeutung zukommt. An den Blättern fiel mir die reichliche Schleimabsonderung auf der Blattoberseite auf. Die Ausläufer trugen in der Nähe ihrer Ansatzstelle kurze Klebsprosse, weiter nach der Spitze hin Blasen; die Stellung beider Organe war in den beobachteten Fällen zweizeilig, die Ausläuferspitze war gerade. Die Blasen glichen nach Form und Größe den Tridentatablasen, doch schienen die Antennen, wenigstens bei einigen, etwas mehr abwärts gebogen. Stämmchenblasen fand ich auch bei dieser Art nicht. Blasen von demselben Typ kommen außerdem noch bei U. Lindmanni Sylven und U. ternata Sylven vor.

Utricularia globulariaefolia Mart.

(leg. Goebel, leg. Luetzelburg, Brasilien.)

Die zahlreichen untersuchten Exemplare gehörten durchweg einer sehr kräftigen, dickstengeligen Form an. Soweit das Substrat noch vorhanden war, bestand es aus einem Filz von Graswurzeln, Moos und Erde, der von den langen, kräftigen Ausläufern durchsetzt war. Den Luetzelburg'schen Pflanzen lag eine Etikette bei: „Blüten preußisch-blau; Granit 1600 m." Außer dieser abweichenden Farbe[1]) der Blüten zeigten die Pflanzen noch eine Besonderheit bezüglich des Spornes. Auf die große Variabilität in der Gestalt des Spornes bei dieser Art wurde bereits von Sylven (l. c.) hingewiesen, auch führt dieser Autor einen Fall von schwacher Spaltung des Spornes an. Bei den Luetzelburg'schen Exemplaren war die Teilung jedoch viel stärker ausgeprägt als an jenen Malme'schen. Bei vielen bestand sogar die ursprüngliche Spitze weiter, während rechts und links davon sich je eine Aussackung bildete, so daß der Sporn eigentlich drei Spitzen besaß (Fig. 13 *a* und *b*). Soviel über die Blüten.

Die Infloreszenzen waren, wie gesagt, dick und übertrafen an Länge sogar die der U. amethystina. Sie erreichten eine Länge von 60 cm. Auffallend war die starke Verjüngung, die alle an ihrem unteren, im Sub-

1) Die sonstigen Angaben sprechen von einem mehr oder weniger dunklen Violett.

strat steckenden Teile aufwiesen. Ihr anatomischer Bau war der gleiche wie bei den zuletzt behandelten Arten, abgesehen von der mit der Größe der Pflanze zusammenhängenden größeren Zahl der einzelnen Bestandteile Besonders schön konnte ich hier die den meisten Utricularia-Infloreszenzen zukommende Endodermis mit ihrer ringförmigen Verdickung an den Radialwänden der Zellen sehen.

Die Blätter scheinen während der Blütezeit eingezogen zu werden, denn trotz des großen Materials fand ich nicht sehr viele, vor allem niemals eine Rosette an der Infloreszenzbasis, nur ab und zu stand an dieser Stelle ein älteres Blatt. Die Variabilität der Art trat übrigens auch in der Blattform zutage, neben der normalen rundlich-ovalen, wie sie z. B. die von Goebel gesammelten Pflanzen hatten, bemerkte ich auch nierenförmige mit in den Blattstiel verlaufender Lamina. Der Querdurchmesser der nierenförmigen Blätter betrug bis 2,5 cm. Trotz dieser Größe ist ihr Mesophyll wenig differenziert; an den Blattnerven, besonders am Mittelnerv macht sich bereits der getrennte Verlauf von Xylem und Phloem geltend, doch liegt auch hier die Hauptmasse der Gefäße der Oberseite zugewendet, was bei den Seitennerven die Regel ist. Alle Blattleitbündel sind von Scheiden umgeben, deren Zellwände die bekannten Caspari'schen Punkte zeigen. Spaltöffnungen finden sich in gleichmäßiger Verteilung beiderseits.

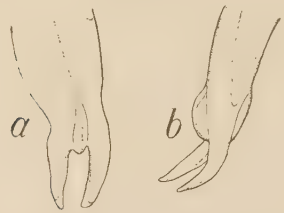

Fig. 13. Utricularia globulariaefolia. Sporn; *a* Frontalansicht; *b* Brofilansicht.

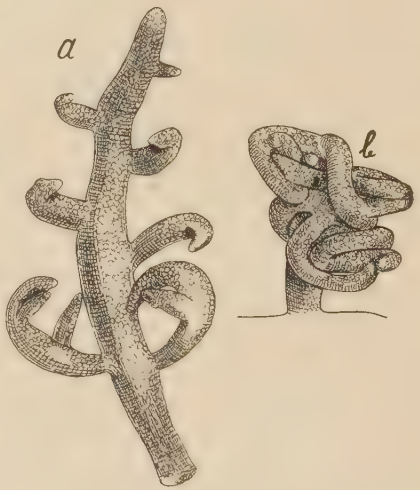

Fig. 14. *a* u. *b* Utricularia globulariaefolia. „Krallen"

Das Ausläufersystem ist kräftig entwickelt und weit verzweigt. Einzelne Hauptäste können die Dicke der Infloreszenz erreichen. Ihre Spitze ist gerade und besitzt einen massigen Vegetationspunkt. Die Epidermis der Ausläufer ist mit einer deutlichen, gekörnelten Cuticula versehen. Hervorzuheben ist die starke Schleimabsonderung, die von

ungewöhnlich großen, zwischen die Epidermiszellen eingestreuten köpfchenförmigen Drüsenhaaren ausgeht und bewirkt, daß die Ausläufer mit den Bodenpartikelchen verkleben. Das Rindenparenchym zeigt einen Ring großer Interzellularen, der nebst einer Endodermis den Zentralzylinder umschließt. Dieser besteht aus einem Sklerenchymring innerhalb dessen das Mark mit den isolierten Gefäß- und Siebröhrengruppen liegt.

Eigentliche Rhizoiden fehlen dieser Art, statt dessen stehen am Anfang der Hauptausläufer, sowie der kräftigeren Seitenausläufer lateral Klebsprosse. Sie sind dicht mit Schleimdrüsen bedeckt und führen ein zentrales Leitbündel, bestehend aus ca. 5 großen Gefäßen und einigen Phloembündeln. Merkwürdig ist die Form dieser Klebsprosse: Einige erscheinen stark eingerollt zu rundlichen Knäueln, andere mehr ausgebreitet (Fig. 14 a und b). Es ist fraglich, ob es sich bei ersteren um jugendliche Stadien handelt, die sich noch hätten entfalten können, oder um gänzlich funktionslose Rudimentärorgane. Denn der praktische Wert dieser nur in mäßiger Zahl vorhandenen zarten Gebilde als Haft- und Ernährungsorgane, als die man sie im Hinblick auf ähnliche Bildungen anderer Arten wohl zu deuten hat, ist gegenüber der Größe der Pflanzen und ihres Ausläufersystems recht gering. Offenbar stellen sie Hemmungsbildungen dar von sekundären Ausläufern und sind als solche homolog den Seitenarmen der Rhizoiden oder den „Krallen" der Wasserformen. Außer den Krallen tragen die Ausläufer an ihren Flanken zahlreiche zweizeilig gestellte Blasen. Diese nehmen durch ihr nur schwach ausgeprägtes Kinn, das einige Wasserspalten aufweist, eine Mittelstellung zwischen den Blasen von U. amethystina und denen der soeben besprochenen Arten ein. Fig. 11 und 12 *a—c* veranschaulichen die Ausbildung des Kinns bei einigen Formen dieser Gruppe.

Utricularia reniformis St. Hil.
(leg. Luetzelburg).

Über U. reniformis liegen bereits eine ganze Anzahl Arbeiten vor. Goebel beschrieb zuerst die Stellungsverhältnisse[1]) und die Keimung[2]). Über die Biologie teilte Ule[3]) einiges mit. Abbildungen gab sowohl Goebel[4]) als auch Luetzelburg (l. c.), der neue Details, speziell über

1) Goebel, K., p. 60, 1890.

2) Goebel, K., Pfl. Sch. II, pag. 141—144, 1891.

3) Ule, E., Über Standortsanpassungen einiger Utricularien in Brasilien. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1898, Bd. XVI, pag. 308—314.

4) Goebel, K., Über die Kultur der Utricularia in: Illustr. Monatshefte für die Gesamtinteressen des Gartenbaues, 1891.

den Blasenbau und Keimpflanzen brachte. Ob indessen alle bisher als U. reniformis behandelten Arten wirklich mit St. Hilaire's Pflanze identisch sind, erscheint fraglich. Abgesehen davon, daß U. reniformis selbst sehr zu variieren scheint (vgl. Ule's Notiz über die epiphytische Var. Kromeri l. c.) ist auch die Möglichkeit einer Verwechslung mit der gleichfalls große, nierenförmige Blätter hervorbringenden U. janthina Hook.[1]) gegeben, wenigstens bei nichtblühenden Pflanzen. Die Blüte dieser in Vriesea-Blattscheiden epiphytisch lebenden Utricularia unterscheidet sich jedoch von unserer Art durch die blaßblaue Farbe und die zweigeteilte Unterlippe, während die violetten U. reniformis-Blüten zwischen den zwei großen Seitenlappen der Unterlippe ein kleines Mittelläppchen besitzen.

Unter meinem Material, dem leider Angaben über Standort und Blütenfarbe fehlten, konnte ich zwei Typen unterscheiden: Einen sehr kräftigen und einen zierlicheren, der auch einen etwas abweichenden Bau der Testa zeigte. Den zuletzt genannten Pflanzen waren morsche Fragmente einer Bromeliacee beigepackt, die von Ausläufern durchwuchert waren. Falls diese Bruchstücke dazu gehörten, könnte es sich um eine, in Bromeliaceen-Scheiden wachsende Varietät handeln.

Die große Form der U. reniformis dürfte wohl die größte bekannte Utricularie sein. Sie übertrifft an Mächtigkeit der vegetativen Organe sogar die von Luetzelburg unter dem Namen U. reniformis beschriebene Pflanze. (Von dieser unterscheidet sie sich übrigens auch noch durch die dicke, fast fleischige Textur der erwachsenen Blätter.) Die Blätter entwickeln sich bis zu einem Durchmesser von 12 cm und haben eine typisch nierenförmige Gestalt. Die Blattstiele in der Dicke eines Gänsekiels hatten eine maximale Länge von 35 cm; die Infloreszenzen waren 44—60 cm lang und trugen Blüten und bereits reife Samenkapseln. Die Blüten zeigten die typische, von St. Hilaire beschriebene Form; die tiefdreigeteilte Unterlippe mit den stark entwickelten zwei Seitenlappen und dem kleinen Mittelläppchen, und die ungeteilte stark konkave rundliche Oberlippe. Die Samen stimmten im Bau mit den von Goebel (Pfl. Sch., 1891) beschriebenen überein. Die primären Ausläufer waren bedeutend kräftiger als die an Luetzelburg's Pflanzen. Ihr Durchmesser betrug bis 1 cm. Dies, sowie der Umstand, daß diese Dicke auf kurzen Strecken sehr beträchtlich schwankte, legt die Vermutung nahe, daß die Ausläufer hier ähnliche wasserspeichernde Funktionen, wie in der Sektion Orchidioides die Wasserknöllchen, haben.

1) Curtis' Botanical Magazine, tab. 7466, pag. 122. London 1896.

Anatomisch folgt diese Utricularie ganz dem Typ der übrigen Landutricularien. Die Blätter sind relativ hoch entwickelt, es läßt sich an ihnen ein bis vier Zellagen starkes Assimilationsgewebe aus mäßig gestreckten pallisadenförmig angeordneten Zellen feststellen. Die Blattnerven, selbst die kleinsten, sind umhüllt von einer Endodermis und zeigen — wenigstens die kräftigeren von ihnen — die bekannte Zersplitterung der Gefäßbündelelemente. Die Blätter tragen beiderseits zahlreiche Spaltöffnungen. Die Ausläufer sind frei von Stärke. Der auf die mächtige Rindenschicht nach innen zu folgende Sklerenchymring wird an seiner Außenseite von zahlreichen kleinen Siebgruppen begleitet — ein sonst nur den Infloreszenzen zukommendes Verkalten. Der Blasenbau stimmt mit Luetzelburg's Angaben vollkommen überein. Die Stellung der Organe an den Ausläufern deckt sich mit der bereits von Goebel geschilderten.

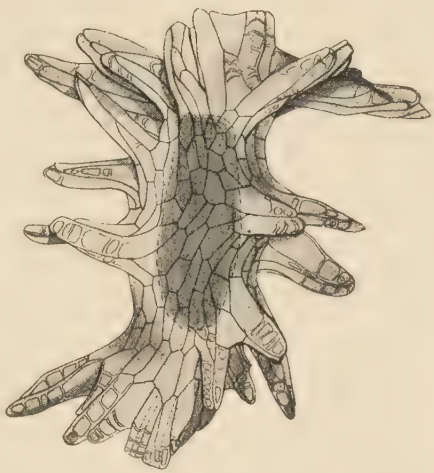

Fig. 15. Utricularia reniformis var. Samen.

Die kleinere Form besaß Blätter von bis 4 cm Durchmesser bei einer Länge des Blattstiels von bis 12 cm. Die Länge der Infloreszenz betrug 25 cm. Die Blüten schienen etwas kleiner, doch war ihre Form nicht mehr festzustellen. Der Sporn zeigte dieselbe etwas schlanke Form wie bei den großen Pflanzen. Der Bau der Samen ist aus Fig. 15 ersichtlich. Wir haben dieselben Testafortsätze wie bei den normalen Reniformis-Samen, nur sind sie hier durchschnittlich länger und zeigen in den Testazellen an den Spitzen der einzelnen Fortsätze eigentümliche ringförmige Verdickungsleisten der inneren Zellwände. Der Embryo war noch nicht ganz entwickelt, hatte aber schon eine Anzahl Primärblätter angelegt.

Utricularia nelumbifolia Gardn.

(leg. Goebel. Nova Friburgo.)

Die ersten Angaben über U. nelumbifolia stammen von Gardner[1]), der in Hookers Icones Plantarum[2]) auch ein gutes Bild von dem Habitus

1) Gardner, G., Travels in the interior of Brazil. London 1846.
2) Gardner, G., in: Hooker, W. J., Icones Plantarum, pag. 505—506.

der Pflanze gegeben hat. Die Biologie dieser gleich U. janthina, Humboldti und reniformis var. Kromeri in Bromelienblattscheiden lebenden Pflanze wurde von Schimper[1]) und Ule[2]) eingehend behandelt.

Außerdem findet sich eine kurze Notiz über die Blasen bei Darwin (l. c.). Die von mir untersuchten erwachsenen Pflanzen waren von sehr beträchtlicher Größe; der Blattdurchmesser der lederigen Blätter betrug bei den größten 7 cm, der Blattstiel erreichte eine Länge von 39 cm, die Infloreszenzen von 60 cm. Bezüglich der Anatomie und Morphologie ist U. nelumbifolia sehr ähnlich der ihr nahestehenden U. reniformis. Die dicken, fast fleischigen Ausläufer erster Ordnung tragen selbst keine Blasen. Sie sind an den Seiten stark abgeflacht (Durchmesser bis 0,5:0,3 cm). Ebenso weisen die dorsal auf ihnen stehenden jungen Sprosse, die abwechselnd Blätter und Ausläufer bilden, um endlich mit einer Infloreszenz abzuschließen, eine eigentümliche Abflachung auf, was wohl auf beträchtlichen Gegendruck, der durch die umgebenden Bromelienblätter ausgeübt wird, zurückzuführen ist. Die Blätter stehen dorsal; ist ein Achselsproß vorhanden, so liegt er auf der von der Ausläuferspitze abgewendeten Seite. Wie bei U. reniformis ist das Ausläuferende stark eingerollt und zeigt nahe seiner Spitze die Anlagen der sekundären Ausläufer, die von den Flanken abzweigen, dicht mit Schleimhaaren bedeckt sind und zweizeilig Blasen tragen. Blätter sah ich an den seitlichen Ausläufern nicht (cfr. Goebel 1890, l. c. pag. 62). Die Blasen gehören zum selben Typ wie die von U. reniformis.

Die Infloreszenz und die Blattstiele sind anatomisch nach dem gleichen Prinzip gebaut wie die von U. reniformis und kaum von ihnen unterschieden. Abweichend sind nur die Blätter und die Ausläufer gebaut. Die erwachsenen Blätter zeigen nur unterseits Spaltöffnungen, die Epidermiszellen der Unterseite besitzen stark gewellte Wände (bei U. reniformis nicht!). Den Ausläufern fehlt das Sklerenchym vollständig; seine Stelle nimmt eine Scheide von 2—3 Lagen etwas kleinerer Zellen ein. Eine Endodermis ist deutlich zu erkennen. Ober- und Unterseite der Ausläufer zeichnen sich durch den Reichtum an großen Interzellularen aus, die den Flanken fehlen. Es steht dies in Korrelation zu der seitlichen Abflachung. Den Keimungsvorgang konnte ich an in verschiedenen Stadien fixiertem Alkoholmaterial von Keimlingen ver-

1) Schimper, A. F. W., Epiphytische Vegetation Amerikas, pag. 39—40.

2) Ule, E., Über Verlängerung der Achsengebilde des Blütenstandes zur Verbreitung der Samen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1896, Bd. XIV, pag. 255—260. — Ders., l. c. pag. 308—314. — Ders., Utricularias Ephiphytas. Revista do Museu nacional do Rio de Janeiro 1899, Tome X, pag. 185—189.

folgen. Ich lasse hier einige von Geh. v. Goebel gütigst zur Verfügung gestellte Notizen folgen: „Die Pflanzen waren am 30. August mit Blüten und reifen Früchten versehen. Die reifen Samen gleichen sehr denen von U. reniformis. Die Samenschale ist sehr dünn; zwischen ihr und dem Embryo ist Luft enthalten. Sie dient als Flug- und Schwimmapparat. Die Plazenta ist sehr dick, wahrscheinlich kommt sie als Wasserbehälter in Betracht. Der Embryo hat schon innerhalb der Frucht chlorophyllhaltige Blattanlagen, die zahlreich sind, wie bei U. reniformis. Diese Arten gehören zu den lebendig „gebärenden Pflanzen". Schon innerhalb der Frucht hatten die Embryonen einiger Samen die dünne Samenschale durchbrochen und waren ausgekeimt. Dies geschieht offenbar nicht bei allen Samen. Auch die schon ausgekeimten können übrigens, da keine Wurzeln entwickelt werden (also die Keimlinge lose in der Frucht liegen) und da die Blätter wie ein Fallschirm wirken, leicht durch den Wind verbreitet werden. Jedenfalls sind die Samen auf sofortige Weiterentwicklung eingerichtet, denn die am 3. September ausgesäten hatten am nächsten Tage ihre Blätter entfaltet, sowohl bei den auf Wasser ausgesäten als bei den auf feuchte Erde gebrachten. Blasen sind zunächst keine vorhanden, die Keimpflanzen schwimmen trotzdem auf Wasser. Die Primärblätter zeigen später ein Auswachsen ihrer beiden Zipfel.

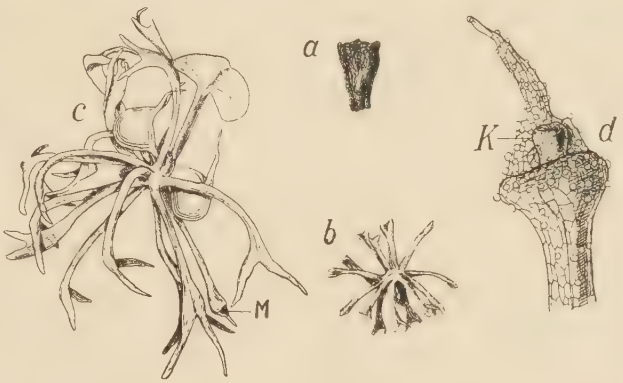

Fig. 16. Utricularia nelumbifolia. *a* Samen; *b*, *c* Keimpflanzen; *M* die in *d* stärker vergrößert gezeichnete Primärblase. *d* mißgebildete Primärblase. *K* Klappe.

Innerhalb der Blattbasen von Bromeliaceen finden die Utricularien eine ungemein reiche Tierwelt, auch viel organischen Detritus. Es fehlt ihnen also nicht an Nahrung. Dies macht auch die beträchtliche Größe der Pflanzen verständlich. Sie wachsen in vollem Sonnenschein, das reich entwickelte Ausläufersystem und der derbe Blattbau genügen offenbar auch in den Trockenperioden zur Aufrechterhaltung der Wasserleitung."

Bei ca. 60 untersuchten Keimlingen schwankte die Zahl der Primärblätter zwischen 8 und 15 (durchschnittlich meist 13). Spaltöffnungen

fanden sich an ihnen nur selten, und zwar in den beobachteten Fällen in der Nähe des Randes. Nach den Primärblättern treten am Keimlingsvegetationspunkt zwei Blasen nacheinander auf. Die größte bei einem Keimling beobachtete Zahl von Blasen in meinem Material betrug drei. An einem Pflänzchen fand sich eine interessante Mißbildung, die eine Annäherung an ein Primärblatt darstellt (Fig. 16 *c*, *d*). Der Hohlraum ist äußerst reduziert und zeigt keinerlei innere Haare. Die Klappe ist nach außen gestülpt und zu einem Trichter verwachsen. Trotzdem waren die Borsten und einige Biskuithaare an ihr schon entwickelt. Statt der zwei Antennen ist nur ein lappenförmiger Fortsatz mit einer leichten seitlichen Einbuchtung vorhanden. — Das an weiter fortgeschrittenen Stadien erkennbare erste Luftblatt ist von nierenförmiger Gestalt und an der Spitze etwas eingebuchtet, ein Anklang an die Gestalt der Erstlingsblätter. Unterseits finden sich bereits zahlreiche Spaltöffnungen. Es sei an dieser Stelle bemerkt, daß vereinzelt solche nierenförmige Blätter als Rückschläge an älteren Pflanzen vorkommen (cfr. Ule, l. c.). Eine frisch importierte Pflanze trieb im Botanischen Garten in München zunächst mit Blättern, die diese Jugendform hatten, aus. Erst später traten die typischen Schildblätter auf.

Utricularia geminiloba Benj.
(leg. Luetzelburg, Brasilien).

Die Pflanze gehört ebenfalls in den Verwandtschaftskreis der U. reniformis, wie sowohl aus dem Bau ihrer vegetativen Organe, als auch aus dem Bau der Blüte und der Samen (vgl. die Abbildung von Kamienski, l. c. 1895) hervorgeht. Offenbar ist aber U. geminiloba an größere Trockenheit angepaßt, denn ihre Ausläufer schwellen an manchen Stellen zu zylindrischen Wasserknöllchen an. Sie teilt diese Eigenschaft mit der ihr sehr nahestehenden U. triphyllos Ule (l. c. 1898) von der sie indes die Form der Knöllchen und das Fehlen der drei großen Laubblätter an der Infloreszenz hauptsächlich unterscheidet. Die von Luetzelburg gesammelten Exemplare sind durch ihren kräftigen Wuchs und den geteilten Sporn von der in Benjamin's Originaldiagnose beschriebenen Pflanze verschieden. Am meisten ähnelten sie Glazious Pflanzen des Berliner Herbars. J. T. de Mouras von Sylven als U. geminiloba bestimmte Exemplare (ebenfalls Herb. Berol.) decken sich mehr mit der Originaldiagnose. — Die Blütenfarbe ist nach den Glazious'schen Pflanzen zu schließen lila, während de Mouras's wohl beim Trocknen eine gelbliche Färbung angenommen hatten. Die charakteristischen zugespitzt herzförmigen,

derben Blätter tragen beiderseits Spaltöffnungen und haben denselben anatomischen Bau wie bei U. nelumbifolia. Ihre Stellung an den Ausläufern ist dorsal, und zwar findet man an den Hauptausläufern schon frühzeitig ein verhältnismäßig weit entwickeltes Blatt in nächster Nähe des stark schneckenförmig eingerollten Ausläuferendes. Die Blattoberseite ist stets vom Ausläufervegetationspunkt abgewendet; auch liegen Achselsprosse, die meist schon sehr bald angelegt werden, auf der der Ausläuferspitze entgegengesetzten Seite des Tragblattes, jedoch etwas seitwärts geschoben (cfr. U. reniformis bei Goebel, 1890, pag. 61). Blasen konnte ich an den primären Ausläufern nicht bemerken; sie treten dagegen in großer Zahl an den von den Flanken abzweigenden Ausläufern zweiter Ordnung auf, die sich ihrerseits wieder vielfach verzweigen und dorsal wie die Ausläufer erster Ordnung Blätter bilden. Sklerenchym ist in den Ausläufern nicht vorhanden, nur in einem Falle konnte ich einen Strang von sklerenchymatischen Zellen zwischen Rinde und Mark beobachten. Dagegen bildet sich in der Nähe der Infloreszenz an den Ausläufern ein hypodermales, leicht verholztes, mechanisches Gewebe aus, durch Verdickung der äußersten Rindenzellen. Die Wasserknöllchen unterscheiden sich von den normalen Ausläufern durch eine extreme Entwicklung des Rindenparenchyms. Die Anatomie der Infloreszenz gleicht der bei den vorigen Arten. Übrigens macht sich die Zersplitterung von Xylem und Phloem schon an Schnitten durch die Blütenstielchen unterhalb der Blüten geführt geltend, nur fehlt hier das Sklerenchym. Der Blasenbau weicht insofern von U. reniformis ab, als die Blasen etwas längere Antennen und einen reichlicheren Besatz mit Drüsenhaaren in der ganzen Umgebung der Mündung, wo die Köpfchen der einzelnen Haare birnförmige Gestalt annehmen, aufzuweisen haben. Erwähnt sei noch, daß viele abgerissene Blättchen in der Nähe der Blattspitze oberseits Regenerate zeigten.

Utricularia Campelliana Oliv. aff.

(leg. E. Ule, Roraima, Amazonasexpedition).

Nach einer beiliegenden Notiz wurden die Pflanzen im Walde unterhalb des Roraima epiphytisch wachsend gefunden. Ob meine Bestimmung als U. Campelliana ganz zuverlässig ist, läßt sich bei der Unvollständigkeit des Materials kaum sagen. Ursprünglich erhielt ich die Pflanzen als U. alpina, doch scheinen sie wenigstens nach einer jungen Blüte und nach der Blasenform der U. Campelliana näher zu stehen. Eine Abbildung der Art, sowie ihrer Blasen findet sich bei

Oliver[1]). Übrigens kommen vegetative Organe von ähnlichem Habitus auch bei U. Jamesoniana Oliv.[2]) und U. Schimperi Schenk (l. c.) vor.

Während bei der U. geminiloba die Bildung von Wasserknöllchen erst in einiger Entfernung von der Infloreszenzbasis an den Ausläufern auftritt, ist bei den genannten Arten die Mehrzahl der Ausläufer schon an ihrem Ursprung an der Infloreszenz als länglich elliptische Knöllchen ausgebildet, wodurch unterhalb der Rosette von lanzettlichen Blättern ein ganzer Büschel solcher verdickter Ausläufer entsteht. Diese Knöllchen erreichen eine Länge von ca. 7 mm und gehen an ihrem Ende in normale Ausläufer über. Weiter von der Infloreszenz entfernt fanden sich an den Ausläufern nur spärlich Knöllchen. Einige von diesen trugen Blasen wie die normalen Ausläufer. Die Stellung der Blasen an den Ausläufern ist nicht genau lateral, sondern etwas der Oberseite genähert. Die von den Ausläufern erster Ordnung abzweigenden Seitenausläufer treten paarweise auf und ihre Ansatzstellen erscheinen auf den Rücken der Ausläufer geschoben. Zwischen ihnen befand sich ein Vegetationspunkt, der sich in einigen Fällen zum beblätterten Sproß entwickelt hatte. Die Ausläuferspitzen waren leicht eingekrümmt. Die Blasen waren vom Typ der U. reniformis-Blasen, nur waren sie mit weit weniger Schleimhaaren versehen (in der Umgebung des Eingangs fehlten diese vollständig), die gedrungenen Antennen waren stark rückwärts gekrümmt, die vierarmigen Innenhaare zeigten stark verlängerte Endzellen, der Blasenstiel ging allmählich in die Blase über und hatte an der Ansatzstelle an die Blase einen annähernd dreieckigen Querschnitt. Die Anatomie der Art bietet nichts Neues.

Utricularia Dusenii Sylven

(leg. Goebel, leg. Luetzelburg, Brasilien).

Während bei den vorigen brasilianischen Arten die Unterschiede zwischen Blatt und Ausläufer noch fest fixiert waren, gehören die beiden folgenden Arten U. Dusenii und U. longifolia schon Gruppen an, die zwar noch keine Blasen an den Blättern normalerweise bilden, dafür aber des öfteren Übergangsformen zwischen den beiden Organtypen

1) Oliver, List of the Species of Plants collected, and Determinations of those that are new. The Transactions of the Linnean Society of London, Ser. II, Botany, Vol. II, pag. 280. London 1887.

2) Oliver, D., Description of New Species of Utricularia from South America, with Notes upose the Genera Polypompholyx and Akentra. Journ. of the Linnean Society, Botany, Vol. IV, pag. 169—176. London 1860.

zeigen. U. Dusenii erinnert in der Gestalt des Blattes und der Blüten etwas an die bedeutend größere U. reniformis, worauf schon Sylven (l. c.) hinweist. Das reiche, von Luetzelburg am Corcorado gesammelte Material zeigte bezüglich der Größe der Pflanzen und der Blütenform (namentlich der Länge des mittleren Läppchens der Unterlippe) einige Verschiedenheiten, jedoch stimmten die Exemplare im allgemeinen mit denen des Regnell'schen Herbars überein, auch im Blasenbau. Nach einer den Pflanzen beiliegenden Etikette wuchsen sie an Granitfelsen unter Lebermoosen an einem Platz, auf den ständig von oben Wasser heruntertropfte. Die Blütenfarbe der schwach aromatisch duftenden Blüten wird als weiß mit hellila Anflug (entgegen „corolla violacea" bei Sylven) angegeben. Das Palatum ist lila, mit zwei gelben Kanten, die größten Exemplare hatten eine Länge von über 30 cm[1]). Die Infloreszenz besitzt den typischen Bau der übrigen Landutricularien; der innerste Teil des Zentralzylinders ist mit äußerst zartwandigen Markzellen ausgefüllt. In den Blütenstielchen ist kein Sklerenchym, sonst entspricht ihr Bau dem der Infloreszenzen. An der Basis der Infloreszenzen findet man ein bis drei der kleinen nierenförmigen, beiderseits Spaltöffnungen tragenden Laubblätter. Ihre Anatomie ist äußerst primitiv; es ist kaum ein Unterschied zwischen Ober- und Unterseite im Mesophyll festzustellen. Die Gefäße der Blattnerven haben die normale Lage. Sklerenchym fehlt in den Blattnerven. Die an der Infloreszenz entspringenden Ausläufer sind an ihrem Ursprung ziemlich starr, was von einer Verholzung der subepidermalen Rindenzellschicht herrührt, werden aber bald weich und dünn und durchsetzen in dichtem Gewirr das ganze Substrat, so daß es schwierig war, ein längeres unverletztes Stück herauszupräparieren. An der Spitze tragen sie eingekrümmt den Vegetationspunkt. Blätter stehen an den Ausläufern in der Regel dorsal, doch finden sich auch Ausnahmen namentlich bei den unten zu erwähnenden Übergangsbildungen, wo auch flankenständige Blätter vorkommen (Fig. 18 *b*). Die Lage der Achselsprosse ist ähnlich wie bei U. geminiloba. Übrigens sind die Blättchen bei U. Dusenii so zahlreich, daß sie förmliche Polster aus dicht dem Substrat angedrückten Blättchen bilden. Die Seitenzweige der Ausläufer scheinen vielfach — besonders in einiger Entfernung von der Infloreszenz — der Oberseite der primären Ausläufer etwas genähert zu entspringen. Die Blasen sitzen an den Aus-

1) Am Corcovado von Goebel gesammelte Pflanzen, die im botanischen Garten in München zur Blüte kamen, hatten rein weiße Blüten mit zwei schwefelgelben Flecken an den Kanten des Palatums.

läufern zweizeilig; sie sind ziemlich klein und gleichen denen von U. reniformis, von denen sie sich aber durch die Anhäufung von Schleimhaaren an ihrer Vorderseite unterscheiden (Fig. 17). Abgesehen von der eben beschriebenen normalen Organbildung finden sich bei dieser Utricularie Fälle, in denen Ausläufer ihr unbegrenztes Wachstum plötzlich aufgeben und in ein Blatt übergehen (Fig. 18 *a*—*c*). Derartige Bildungen kommen verhältnismäßig häufig vor und können zu recht sonderbaren Resultaten führen. Fig. 18*b* stellt einen Ausläufer dar, der sich schließlich zum Blatt abgeflacht hat, aber unterhalb der Spitze außer einzelnen Blättern noch radiäre Sprosse (1 und 2) hervorgebracht hat, so daß ein

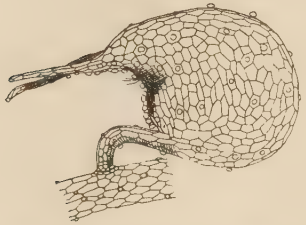

Fig. 17. Utricularia Dusenir. Blase.

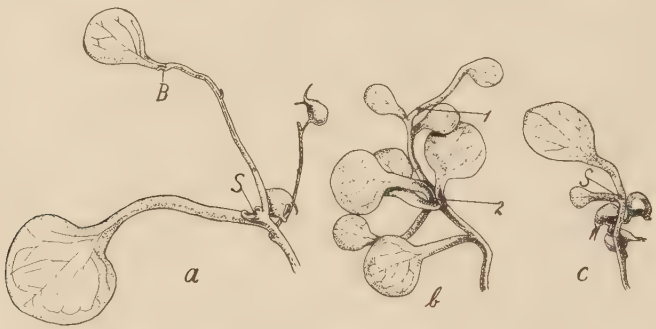

Fig. 18. *a*—*c* Utricularia Dusenii. Ausläuferendigungen. *1* u. *2*, *S* Sprosse; *B* Blatt.

scheinbares Sympodium von Blättern entstanden ist. Es wäre wünschenswert, festzustellen unter welchen Bedingungen solche Übergangsformen entstehen.

Utricularia longifolia Gardn.

(leg. Luetzelburg, Corcovado).

U. longifolia, sowie die westafrikanische U. bryophylla[1]) zeichnen sich aus durch den labilen Zustand, in dem sich Blatt und Ausläuferbildung offenbar befindet, was in solchem Maße bei keiner anderen Art anzutreffen ist. Einerseits können Blätter an ihrer Spitze als Ausläufer

1) Goebel, K., pag. 64, 1890. — Ders., Der Aufbau von Utricularia. Flora 1889, pag. 293. — Ridley, H. N., On the foliar organs of a new species of Utricularia from St. Thomas, West-Africa. Annals of Botany, Vol. II, No. VIII, pag. 305.

weiterwachsen, andererseits Ausläufer sich abflachen und zu Blättern werden. Da ich jedoch hierauf noch im experimentellen Teil zurückkommen werde, so sei hier nur über Anatomie, Blasenbau und Keimung, die ich an lebendem Material beobachten konnte, einiges bemerkt. Hinsichtlich der Stellung der Organe an den Ausläufern sei auf die Angaben Goebel's[1]) verwiesen. Nebenbei sei erwähnt, daß ein im Münchener Botanischen Garten befindliches Exemplar der Pflanze einige kleine Besonderheiten im Blütenbau aufwies: Die Oberlippe war bei den meisten Blüten an den Seiten leicht eingeschnitten, der Sporn an der Spitze deutlich zweigespalten. — Die Blütenfarbe der zahlreichen, eine lange Traube bildenden Blüten war ein helles rotviolett. Der große, kugelig vorgewölbte Gaumen war mit zwei dunkelgelben, in der Längsrichtung verlaufenden Flecken markiert.

Das Mesophyll der sehr großen länglich-lanzettlichen Blätter zeigt, was die Form der Zellen betrifft, wenig Differenzierung. Ganz außerordentlich kräftig ist der Mittelnerv entwickelt, der auf dem Querschnitt denselben Bau wie der Zentralzylinder der Infloreszenz oder des Blattstieles aufweist. Zwischen Blattstiel und Infloreszenz ist ein Unterschied nur in der kräftigeren Ausbildung des Rindenparenchyms und des damit zusammenhängenden Interzellularensystems bei den Blattstielen gegeben. Sonst liegen gleiche Verhältnisse wie bei U. reniformis vor. —

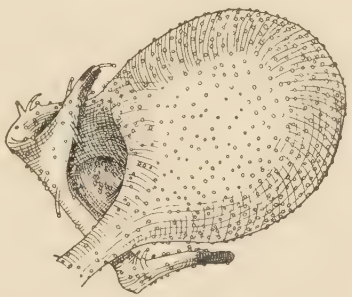

Fig. 19. Utricularia longifolia. Blase.

Die stärkeren Ausläufer besitzen in der inneren Rinde zahlreiche große Interzellularen, Sklerenchym ist nicht vorhanden, ebenso konnte ich keine eigentliche Endodermis feststellen. Eigentümlich ist die Anordnung der Gefäße im Zentralzylinder zu einem Ring, wodurch das Mark in zwei Teile gesondert wird, einem inneren und einem äußeren. Das Phloem findet sich sowohl innerhalb wie außerhalb des Gefäßringes in zahlreichen im Mark verteilten Gruppen. An dünneren Ausläufern sind diese Verhältnisse entsprechend vereinfacht. Die Blasengestalt ist aus Fig. 19 ersichtlich. Sie ist ähnlich wie bei U. Glückii Ltzbg.

1) Goebel, K., pag. 63, 1890.

Keimung.

Die kleinen länglichen Samen haben eine glatte Testa, deren Zellen mit zarten bogenförmigen Verdickungsleisten versehen sind. Der Embryo zeigt noch keinerlei Cotyledonen, nur ein dem einen Ende schief aufsitzender Höcker embryonalen Gewebes kennzeichnet das apikale Ende. Die Samen wurden auf feuchtem Torf ausgesät. Nach etwa 4 Wochen traten die ersten Keimpflanzen auf. Der Keimungsvorgang ist der gleiche wie z. B. bei U. bifida. Es bilden sich als erste Organe ein Blatt und ihm gegenüberstehend ein Ausläufer, zwischen beiden, etwas seitlich wie bei U. montana oder U. bifida kann man schon frühzeitig einen Vegetationspunkt wahrnehmen (cfr. Fig. 20*a*). In der Folge sieht man an diesem Vegetationspunkt abwechselnd in spiraliger Anordnung Blasen, Ausläufer und Blätter auftreten (Fig. 20*b*) und zwar ist die Reihenfolge mit ziemlicher Regelmäßigkeit: Blase, Ausläufer, Blatt, Blase, Ausläufer, Blase, Blatt. Doch finden sich auch Abweichungen von dieser Reihenfolge. Andere Unregelmäßigkeiten waren: Das Auftreten von einem Blatt, statt des ersten Ausläufers, so daß die Keimpflanze zwei Laubblätter als erste Organe aufzuweisen hatte. (Der Vegetationspunkt schien allerdings in diesem Falle nicht ganz normal.) Ferner konnte ich Gabelung an dem ersten Primärblatt beobachten. — Der Sproßvegetationspunkt dürfte schließlich in eine Infloreszenz übergehen, doch entwickelten sich die Keimpflanzen nicht so weit.

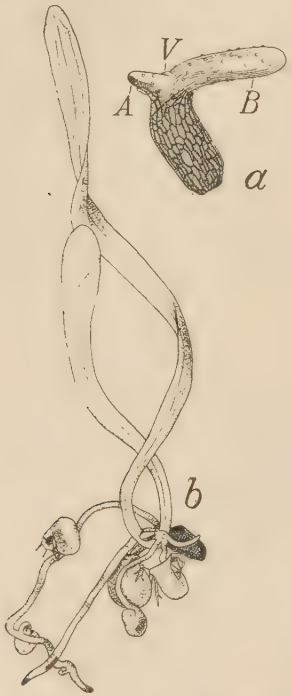

Fig. 20. *a* u. *b* Utricularia longifolia. Keimpflanzen. *A* Ausläufer; *B* Blatt; *V* Vegetationspunkt.

Die im folgenden behandelten Landutricularien haben alle das Auftreten von Blasen an den Blättern — normalerweise — gemeinsam. Mit Ausnahme der U. peltata (und U. Regnelli), die violett blühen, haben alle gelbe Blüten. Eine ungeteilte Unterlippe haben die Arten: U. peltata, U. Regnelli, U. longeciliata, U. viscosa, U. nana, U. colorata, U. spicata, eine mehr oder weniger dreigeteilte: U. triloba, U. subulata, U. nigrescens, U. pusilla, U. Spruceana, U. Kuhlmanni.

Utricularia peltata Oliver
(leg. Luetzelburg).

Von U. peltata sind einige Eigentümlichkeiten schon aus den Arbeiten Goebel's bekannt. So besonders die äußere Gestalt der Blasen[1]) und der Habitus[2]). Auch der systematischen Beschreibung Oliver's[3]) ist übrigens ein Habitusbild beigegeben.

Die von Luetzelburg gesammelten Pflanzen wuchsen in einem dichten Filz von Sphagnum und moderigem Wurzelwerk. Die Pflanze läßt sich insofern der vorhergehenden Gruppe anschließen, als sie eine noch ziemlich hoch organisierte Blattspreite besitzt und die Blasenbildung an den Blättern ausschließlich auf den Blattstiel beschränkt ist. Nach der Struktur der Blasen und ihrer Stellung an den Blättern jedoch steht diese Art unter den übrigen brasilianischen Utricularien sehr isoliert da und läßt sich schwer zu den übrigen Formen in Beziehung setzen. Um von den Maßen der Pflanzen einige Vorstellung zu geben, sei bemerkt, daß die Infloreszenzen eine Länge von 20 cm erreichten, die Blätter einen Spreitendurchmesser von 7 mm (Durchschnittsgröße 4 mm), der Blattstiel eine Länge von 30 mm (Durchschnittslänge ca. 15 mm). Die Anatomie der Infloreszenz ist dadurch bemerkenswert, daß die Anordnung von Xylem und Phloem im Mark einer gewissen Regelmäßigkeit unterworfen ist. Man kann deutlich einen äußeren Ring von 20—30 Phloemgruppen unterscheiden, den ein innerer Ring von einzelnen Gefäßen oder zu zwei bis drei zusammenliegenden Gefäßgruppen begleitet. Innerhalb dieses Xylemringes ist kein Phloem anzutreffen. Zwischen die Chlorophyll führenden Epidermiszellen sind vereinzelte kurze keulenförmige, über die Stengeloberfläche hervortretende Papillen eingeschaltet. Es sind diese Haare nicht zu verwechseln mit den ebenfalls aber in geringerer Zahl am Stengel vorkommenden Drüsenhaaren. Am Grunde der Infloreszenz fand ich zweierlei Organe, Rhizoiden und Ausläufer, Blätter fehlten an den Infloreszenzen. Die Rhizoiden sind bei dieser Art sehr typisch ausgebildet. Ich fand nur unverzweigte, an die von U. dichotoma erinnernde. Ähnlich wie z. B. bei U. coerulea (Goebel 1890, l. c.) entstehen die Rhizoiden noch in einiger Höhe (bis 7 mm) an der Infloreszenz, und zwar frei, d. h. ohne Beziehung zu einem Schuppenblatt. Die ganze Oberfläche dieser Rhizoiden ist dicht mit schleimsezernieren-

1) Goebel, K., Pfl. Sch., Abbildung, 1891.

2) Goebel, K., Illustr. Monatshefte für die Gesamtinteressen des Gartenbaues, 1891.

3) Oliver, a. a. O. 1860.

den Drüsenhaaren bedeckt, nur die Spitze ist nackt. Von den Ausläufern unterscheidet sie anatomisch vornehmlich die stärkere Ausbildung des Gefäßteiles. Unterhalb des Rhizoidenbüschels bemerkt man die eigentlichen zarten Ausläufer, deren Spitze gerade ist. Zu beiden Seiten der Ausläufer etwas der Oberseite genähert, stehen Blasen. Dorsal meist in größeren Abständen tragen die Ausläufer Laubblätter. Achselsprosse liegen auf der vom Ausläufervegetationspunkt abgekehrten Seite des Blattes. Die Spreite der Blätter ist schildförmig und auf der Oberseite mit zahlreichen Schleimhaaren besetzt, die reichlich sezernieren, so daß die ganze Oberseite mit einer dicken Schleimdecke belegt ist. Die Blattunterseite hat wenig Schleimhaare, dafür aber Spaltöffnungen, die der Oberseite fehlen, was möglicherweise mit der Schleimabsonderung zusammenhängt. Die Epidermiszellen der Oberseite führen verhältnismäßig große Chloroplasten. Im Mesophyll ist keine deutliche Differenzierung wahrzunehmen. Die zahlreichen, die Spreite radial durchziehenden Nerven vereinigen sich etwas unterhalb der Spreitenanheftungsstelle im Blattstiel. Außer den normalen Schildblättern fanden sich im Material auch einige von oval bis lanzettlicher Gestalt (Fig. 21 *a*, *b*) offenbar Rückschläge auf die Jugendform (vgl. U. nelumbifolia). Der Blattstiel ist in seinem oberen Teil ziemlich kräftig, was bedingt wird durch stärkere Entwicklung des Rindenparenchyms. Die einzelnen Rindenzellen zeigen auf Längsschnitten eine ziemlich regelmäßige, rechteckige Form. Untereinander hängen sie nur durch seitliche Ausstülpungen zusammen. Demzufolge ist der Gewebebau des Blattstiels ein sehr lockerer, interzellularenreicher. Nach unten zu verjüngt sich der Blattstiel sehr stark (Fig. 21 *c*). Er trägt sowohl in seiner oberen dicken, offenbar in der obersten lockersten Substratschicht steckenden Partie, wie in der dünnen unteren zahlreiche Blasen, deren Stellung von der Stellung der Ausläuferblasen verschieden ist. Die Blasen stehen nämlich untereinander in einer Divergenz von 90°. (Ähnlich wie an den Blattstielen von U. rosea, Goebel 1890, l. c.) In den Achseln der Blasen, und zwar auf der von der Spreite weggewendeten Seite bilden sich, namentlich an älteren Blättern, fast

Fig. 21. *a*—*c* Utricularia peltata. *a*, *b* Rückschlagblätter; *c* normales Blatt *A* Ausläufer.

regelmäßig Ausläufer (vgl. Fig. 21 *c*). Daß übrigens diese Stellen auch bei der Regeneration begünstigt sind, bewiesen einige augenscheinlich abgerissene Blättchen, bei denen den Blattstielen radiäre, Blätter und Ausläufer tragende Sprosse entsprungen waren. Die äußere Gestalt der Blasen ist ersichtlich aus Fig. 22 *a*. Der Vorhof ist in der Nähe des Widerlagers mit peitschenförmigen, einwärtsgebogenen Haaren bedeckt (Fig. 22 *b*). Die Klappe trägt im äußeren Teil keulenförmige, dreiteilige Haare, deren längliche Köpfchenzellen bei den äußeren oft hakenförmig gebogen, bei den inneren mehr kugelig sind, und die als Fortsetzung der fächerförmig verwachsenen, den Schlund umgebenden Haare auf der

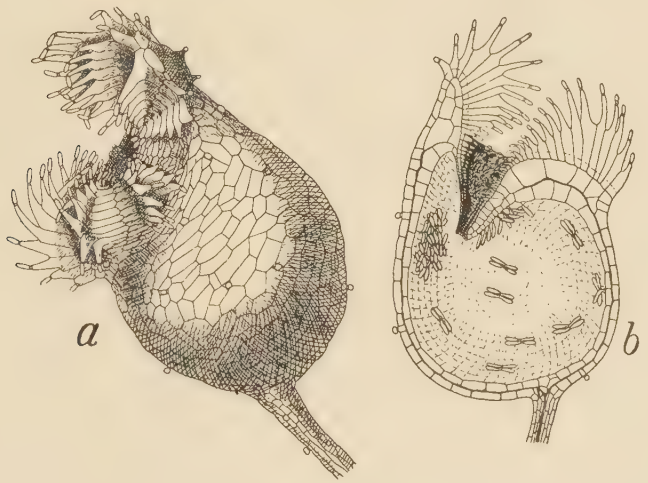

Fig. 22. *a*, *b* Utricularia peltata. Blase; *b* halbierte Blase.

Klappe in ca. fünf Reihen verlaufen. Die Innenhaare der Blase treten in dreierlei Typen auf: Keulenförmige Haare, deren Endzelle nahe der Basis halsartig eingeschnürt erscheint, ferner zwei- und vierarmige Haare. Die keulenförmigen befinden sich auf der Innenseite des Widerlagers der Mündung zunächst, in einiger Entfernung davon machen sie den zweiarmigen Platz. Die vierarmigen treffen wir zerstreut an den Seitenwänden der Blase an, außerdem kann man rechts und links von der Mediane der Blase zwei Polster wahrnehmen, die von äußerst dicht beisammen stehenden Gruppen der vierarmigen Haare gebildet werden. Ähnliche paarweise, dorsale Anhäufungen von vierarmigen Haaren konnte ich bei U. Warburgi an einem, von Goebel zur Verfügung gestellten Präparat feststellen. U. rosea scheint diese Haargruppen nicht

zu besitzen. Dagegen kommen sie vor bei der mexikanischen U. denticulata.

Den gleichen Blasenbau fand ich noch bei U. Regnelli des Regnellschen Herbars. Falls die dabei gefundenen Schildblättchen wirklich zu den Pflanzen gehören, dürfte diese Art in den Verwandtschaftskreis von U. peltata einzureihen sein. Bemerkenswert ist bei dieser Spezies das Auftreten von papillösen Zotten im unteren Teil der Infloreszenz.

Utriculatia longeciliata DC.

(leg. Lindmann, Matto Grosso, in campis uliginosis; leg. Malme Cuyabá II, 3181).

Einige Angaben über die Morphologie dieser Art finden sich bei Kamienski (l. c. 1890), der ebenso wie Benjamin (l. c. pag. 251) die Art irrtümlich der Gattung Polypompholyx anschloß. Dies wurde bereits von Oliver und Sylven auf Grund der Beschaffenheit der generativen Organe berichtigt. Meine Beobachtungen hinsichtlich der Morphologie der vegetativen Organe ergaben ebenfalls die Unhaltbarkeit der früheren Auffassung.

Der Blütenschaft ist besetzt mit einer Anzahl schildförmiger, stark zerschlitzter Schuppenblätter. Für den anatomischen Bau der Infloreszenz ist charakteristisch die Einschaltung einer Scheide aus einer weder Stärke noch Chlorophyll führenden parenchymatischen Zellschicht, zwischen Sklerenchymring und Endodermis, ferner die weitgehende Reduktion des markständigen Phloems. Die vegetativen Organe bestehen in Blasen tragenden Blättern, Ausläufern und Rhizoiden, sowie Übergangsbildungen zwischen letzteren zwei Kategorien. Die oberseits nur schwach abgeflachten, an der Infloreszenz eine lockere Rosette bildenden, linealen Blätter haben nur auf der Unterseite kleine leicht eingesenkte Spaltöffnungen, in nicht sehr großer Zahl. Drüsenhaare bleiben ebenfalls auf die Blattunterseite beschränkt. Das Mesophyll ist kaum differenziert. Der einzige vorhandene Blattnerv zeigt zwei bis drei Gefäße von normaler Orientierung, die halbkreisförmig vom Phloem umschlossen werden. Die Blasen sitzen bald an den Flanken der Blätter, bald auch mehr oder weniger auf die Fläche der Blattunterseite eingerückt (Fig. 23*a*). Ihre Zahl variiert sehr, neben blasenlosen oder blasenarmen Blättern gibt es wieder solche, an denen dicht Blase neben Blase sitzt (vgl. Abbildung). Einige Blätter zeigten an der Spitze eine auffällige Streckung und einen vollkommen stielrunden Querschnitt. Gleichzeitig war an dieser Stelle ihr Chlorophyllgehalt ver-

ringert. Es scheint mir wahrscheinlich, daß ähnlich wie bei U. longifolia die Blätter das Vermögen besitzen als Ausläufer weiterzuwachsen. Die Rhizoiden tragen zweizeilig, häufig gegenständig, unverzweigte Klebsprosse. Oft kommt es vor, daß die Rhizoiden in Ausläufer übergehen, oder als Seitenäste von Ausläufern auftreten, oder daß an Stelle eines Klebsprosses mitten in der Reihe der Klebsprosse eine Blase steht. Die Ausläufer haben eine gerade Spitze und bringen an den Flanken zweizeilig gestellt Blätter, sekundäre Ausläufer und Blasen hervor. Leider konnte ich diese von dem Verhalten der anderen Arten stark abweichende Stellung der Blätter nicht bis zum Ausläufervegetationspunkte verfolgen, da mir von stärkeren, blattragenden Ausläufern nur Bruchstücke vorlagen. Die Blasen (Fig. 23*b*) dürften wohl zu den kleinsten bei Utricularia vorkommenden gehören. Ihre äußere Gestalt weicht von allen bekannten Formen ab. Oberhalb der Klappe befindet sich an der Stirn ein kurzes Horn, das manchmal leicht aufwärts gebogen ist. Unterhalb der Mündung springt ein dicker Rüssel vor (cfr. U. „elephas" Luetzelburg), der sich an der Spitze in zwei schlankere Äste gabelt. Die Mündung der Blase ist äußerst eng und wird von einer Klappe verschlossen, die man als eine sehr vereinfachte Klappe vom borstentragenden Typ auffassen kann (Fig. 23*d*). Es befindet sich nämlich an ihr genau in der Medianebene der Blase ein einziges borstigverlängertes Haar. Sonst ist die Klappe kahl. Das Blaseninnere weist einige vierarmige, im Verhältnis zur Blase sehr große Haare auf, von denen regelmäßig zwei dorsal rechts und links vom Eingang stehen (vgl. die bei U. peltata an der analogen Stelle vorkommenden Haarpolster). Unterhalb des Widerlagers sitzen in einer Reihe vier zweiarmige Haare[1]).

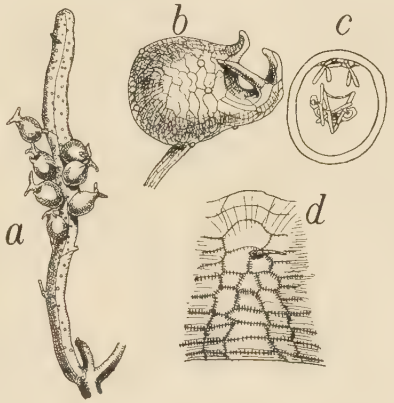

Fig. 23. *a*—*d* Utricularia longeciliata. *a* Blatt; *b* Blase in Profilansicht; *c* Vorderteil der Blase von innnen gesehen; *d* Klappe der Blase.

1) Nach Abschluß der vorliegenden Arbeit erhielt ich eine größere Anzahl aus der Gegend von Boa Vista (Rio Branco) stammender, von Kuhlmann gesammelter Utricularien. Darunter befand sich auch eine der U. longeciliata sehr nahe stehende Art, die ich als U. simulans Pilger bestimmte (vgl. R. Pilger, Lenti-

Utricularia viscosa Oliver.
(leg. Spruce, Pará).

Die im Regnell'schen Herbar befindlichen Pflanzen fallen durch zahlreiche Rhizoiden auf, die zweizeilig gestellt, verzweigte Klebsprosse tragen. Rhizoiden und Ausläufer führen statt der köpfchenförmigen Drüsenhaare solche mit verlängerter wurmförmiger Endzelle. Die Ausläuferspitze ist gerade. Die Blasen der Ausläufer sitzen an den Flanken. Sie decken sich ihrem Bau nach vollkommen mit der von Luetzelburg (l. c. pag. 186) abgebildeten Blase. Sie sind ebenfalls antennenlos und außen mit wurmförmigen Schleimhaaren bedeckt. Ob indes die von Luetzelburg beschriebene Pflanze mit U. viscosa identisch ist, läßt sich auf Grund der Blasenanatomie allein nicht entscheiden.

Utricularia nana St. Hil.
(leg. Goebel. Minas Geraës zusammen mit Genlisea spec., P. Dusén, Paraná).

Die Blütenschäfte der sehr zierlichen, anscheinend in Sphagnumpolstern (Dusen'sches Material!) wachsenden Art weisen in ihrem unteren Teil eine fast fleischige Zone auf, was durch eine extreme Ausbildung des Rindenparenchyms bewirkt ist. Sonst bietet ihr anatomischer Bau nichts Neues. Von den linealen, etwas verbreiterten Blättern erreichten manche durch eine starke Streckung des Blattstiels eine Länge von 2,5 cm, doch fanden sich namentlich an den Ausläufern auch viel kürzere fast sitzende Blätter. Spaltöffnungen (in geringer Zahl) kommen nur auf der Blattunterseite vor. Die Epidermiszellen sowohl der Blattoberwie der Blattunterseite führen Chlorophyll. Das schwach entwickelte Mesophyll wird von einem einzigen Blattnerv durchzogen, dessen Gefäßteil die normale Orientierung zeigt. Blattstiel und Blattgrund tragen zu beiden Seiten oft in größerer Zahl Blasen. In der Achsel einer Blase sah ich an einem abgerissenen Blatt einen Adventivsproß, der bereits einen Ausläufer und ein Blatt gebildet hatte. Die Stellung der Blätter an den Ausläufern ist eine von den Verhältnissen bei anderen Arten

---

bulariaceae in: Notizblatt d. Kgl. botan. Gartens u. Museums zu Berlin-Dahlem, Bd. VI, Nr. 56, pag. 189). Sie besaß kleine (ca 1½ mm große) eiförmig-kugelige Knöllchen, hervorgegangen (ähnlich den Wasserknöllchen anderer Formen) aus Ausläuferanschwellungen. Von den Wasserknöllchen unterschieden sie sich hauptsächlich durch ihren großen Stärkegehalt, der sie als Reservestoffbehälter erkennen ließ. Die Blasen glichen denen der U. longeciliata bis auf etwas längere Gabeläste des Rüssels.

abweichende: Wie bei U. coerulea (Goebel 1890, pag. 82) ist die übliche dorsale Stellung der Blätter an vielen Stellen aufgegeben und es finden sich Abweichungen bis zu 180° von der normalen Stellung. Eine Regelmäßigkeit wird durch das annähernde Gegenüberstehen von sekundären Ausläufern und Blättern bedingt, was auch für U. coerulea angegeben wird. Achselsprosse liegen stets seitlich neben der Blattinsertion. Die Blasen sind ebenso wie die von U. viscosa antennenlos. Der von obenher breitgedrückt erscheinende Stirnteil, der in die Klappe übergeht, springt fast schnabelartig vor. Der Bau der Klappe ist ähnlich wie bei U. viscosa. Dagegen sind nur sehr spärlich Schleimhaare in der Nähe der Mündung zu finden. Die Gestalt der Drüsenhaare ist die normale knopfförmige. Im Blaseninnern sehen wir statt der vierarmigen Haare nur zweiarmige mit länglich eiförmigen Endzellen, unterhalb des Widerlagers sind sie durch keulenförmige Haare ersetzt. Die beiden folgenden Arten zeigen die gleiche Reduktion der Zahl der Endzellen der inneren Haare von vier auf zwei, bzw. unterhalb der Mündung von zwei auf eine (cfr. U. coerulea, U. prehensilis).

Utricularia colorata Benj.
(Herbar Regnell).

Die Pflanze ist durch große, schwefelgelbe Blüten ausgezeichnet und erinnert etwas an die asiatische U. coerulea, zu deren Gruppe sie wohl auch gehört. Die Anatomie der Infloreszenz gleicht der der anderen Arten. Das Xylem ist im Mark mehr peripherisch angeordnet, das Phloem nimmt den inneren Teil ein. Die Art besitzt wohl ausgebildete Rhizoiden, die zahlreiche, lange Klebsprosse tragen. Die Rhizoiden können noch in einiger (bis 1 cm) Entfernung vom Basalinfloreszenzende an der Infloreszenz auftreten. Auch beobachtete ich einen Fall, wo anstelle eines Schuppenplattes ein Rhizoid stand, das einen Achselsproß trug; zwei Vorblätter waren durch Rhizoiden ersetzt, den gleichen Fall bildet Goebel (1890, Fig. 95) von U. coerulea ab. Die Blätter haben lineal lanzettliche Gestalt und sind auf der Unterseite zwischen Mittelnerv und Rand mit vereinzelten Blasen versehen. Ausläufer konnte ich an ihnen nicht wahrnehmen. Die Blasen sind fast sitzend (auch an den Ausläufern) und unterscheiden sich, wenn man von ihrer geringeren Größe absieht, kaum von den Coerulea-Blasen: Sie haben kräftige, zurückgebogene Antennen, eine Klappe mit Borstenhaaren und dreiteiligen Haaren, im Inneren nur zweiarmige und keulenförmige Haare. Die Stellungsverhältnisse der Organe an den Ausläufern scheinen ähnlich wie bei U. coerulea zu sein. — Hierher gehört auch

Utricularia spicata Sylven
(Herb. Regnell),

eine Art mit aufrechten, ziemlich langen, dichten Ähren gelber Blüten. Die Anatomie der Infloreszenz ist von der der vorigen Art nicht wesentlich verschieden. Die Blasen gehören ebenfalls dem Coerulea-Typ an, nur ist die Form der Endzellen der zweiarmigen Haare eine mehr rundliche. Rhizoiden mit Klebsprossen sind vorhanden. Vermutlich verhält sich auch U. Meyeri Pilger ähnlich.

Die folgende Gruppe von Landutricularien umfaßt einige kleine gelbblühende Arten mit zwar dünnen, doch ziemlich starren Infloreszenzen und linealen, blasentragenden Blättern. Die Unterlippe ist mehr oder weniger dreigeteilt. Die Blasen lassen sich alle vom Typ der

Fig. 24. Utricularia triloba. *a* Habitusbild; *c* Keimpflanze; *d* Blase halbiert.

Utricularia triloba
Benj.
(leg. Luetzelburg, Corcovado)

ableiten. Laut beiliegender Etikette war bei dieser Art die Blütenfarbe ursprünglich gelb. Die Länge der mit kleinen schildförmigen Schuppenblättchen besetzten Infloreszenz (Fig. 24*a*) betrug durchschnittlich 3,5—4 cm. Die Schuppenblättchen sind teils schwächer, teils stärker gezähnt. Die Epidermiszellen der Infloreszenz führen Chlorophyll. In einer unteren Zone des Blütenschaftes sind sie papillös ausgebildet, was wohl zur Befestigung im Substrat beiträgt. Die Rindenschicht ist in den oberen Teilen der

Infloreszenz auf ein bis zwei Zellagen reduziert. Auf das Rindengewebe folgt der zwei bis drei Zellagen starke Sklerenchymmantel. Die bei anderen Arten in seiner Peripherie eingeschalteten Phloembündelchen fehlen. Den innersten Teil des Zentralzylinders nehmen einige im Mark zerstreute Phloemgruppen ein, an die nach außen zu sich ca. 10 isolierte Gefäße anschließen. Die vegetativen Organe sind sehr zart und waren kaum unverletzt aus dem algendurchsponnenen Substrat zu isolieren. Neben Rhizoiden und Ausläufern stehen an der Infloreszenzbasis lineale Blättchen von einer Breite von 0,2—0,3 mm und einer Länge bis zu 8 mm. An den Flanken, hauptsächlich am nichtassimilierenden Stiel, sind sie mit kleinen Blasen versehen. An der Seite der Lamina konnte ich öfters an Stelle einer Blase ein Blatt (ohne etwa danebenbefindlichen Vegetationspunkt!) beobachten. Das Mesophyll besteht aus einer Zellschicht, die sich nur in der Umgebung des ein einziges Gefäß enthaltenden Blattnervs verdoppelt. Die Epidermiszellen enthalten Chlorophyll. Spaltöffnungen befanden sich in der Regel nur auf einer Seite des Blattes. Die Rhizoiden sind an den Seiten mit verzweigten peitschenförmigen Klebsprossen besetzt. Vielfach gehen sie an ihrer Spitze in Blasen tragende Ausläufer über. Im allgemeinen stehen die Ausläufer am Stämmchen tiefer als Blätter und Rhizoiden. Die Ausläufer zeigen an manchen Stellen Spaltöffnungen, dorsal tragen sie Blätter, bzw. beblätterte Sprosse. Ihre Spitze bleibt gerade. Die Gestalt der an den Ausläufern zweizeilig sitzenden Blasen geht aus der Fig. 24*d*, die eine halbierte Blase darstellt, hervor. Die beiden gedrungenen Antennen gewinnen durch zahlreiche zu Haaren ausgewachsene Epidermiszellen ein pinselartiges Aussehen. Die Länge dieser Haare variiert bei ein und derselben Pflanze beträchtlich. Die Klappe trägt außer einer Anzahl Biskuithaare in der Mitte eine Gruppe von Borstenhaaren. Die im Innern der Blase befindlichen Haare haben zweierlei Formen: Vierarmige Haare mit auffallend langen peitschenförmigen Endzellen und zweiarmige mit kürzeren, keuligen Endzellen. Die zweiarmigen sitzen in Gruppen rechts und links vom Eingang, während sich die vierarmigen auf die übrige Innenfläche verteilen.

Eine in Kulturen, die Goebel aus Brasilien mitbrachte, aufgegangene Keimpflanze gibt Fig. 24*c* wieder. An dem radiären Vegetationspunkt sind als älteste Organe ein Blatt und ein Ausläufer angelegt. Das Blatt zeigt bereits eine Blase. Außer weiteren Blättern und Ausläufern befindet sich auch eine Blase am Sproßvegetationspunkt. Die Keimung vollzieht sich also in derselben Weise wie bei U. bifida.

Blasen von ganz ähnlichem Bau wie bei U. triloba kommen noch vor bei U. subulata L. und U. nigrescenz Sylven (hier größer!) U. subulata (kleinblütige Varietät des Herb. Regnell) zeigte vielfach am Grunde des Stämmchens noch die Samenschale, ein Beweis, daß der radiäre Sproß des Keimlings mit der Infloreszenz abschließt. Nahe verwandt mit diesen Arten ist auch

Utricularia pusilla Vahl
(leg. Lindmann, Matto Grosso).

Anatomisch scheint sich diese Art nicht von U. triloba zu unterscheiden. Die Blasen besitzen ebenfalls zwei Antennen, die ähnlich pinselförmig ausgebildet sind wie bei den zuletztgenannten Spezies, doch sind die Antennen länger und ihre Haare setzen sich aus zwei bis drei Zellen zusammen. Drei bis vier solcher Haare befinden sich auch noch an beiden Seiten der Blase etwas hinter der Ansatzstelle der Antennen, aber tiefer inseriert als diese. Die zweiarmigen Haare im Innern liegen ziemlich in der Medianebene, was wohl mit der stärkeren Ausbauchung der Blase unterhalb des Widerlagers zusammenhängt. Die Endzellen der vierarmigen Haare sind weniger stark verlängert als bei U. triloba. Hierher gehört wahrscheinlich auch

Utricularia Spruceana Oliv.
(leg. Spruce, Pará),

von der mir eine, allerdings stark beschädigte Blase vorlag. Ob die pinselartigen Haarbüschel hier auf Antennen sitzen oder direkt am oberen Blasenrand, ließ sich nicht mehr erkennen. Im Inneren fand ich unterhalb des Widerlagers zunächst keulenförmige Haare, dann zwei, schließlich vierarmige, deren Endzellen ziemlich kurz waren.

Das Kuhlmann'sche Utricularienmaterial (s. o., Fußnote) enthielt neben einigen anderen Vertretern der zuletzt behandelten Gruppe — z. B. einer der U. subulata ähnlichen Art mit einem Sporn, dessen Spitze vier Aussackungen zeigte — eine gleichfalls hierher gehörige, neue Art, auf die ich wegen ihres morphologisch interessanten Baues näher eingehen will. Nach ihrem Finder sei sie U. Kuhlmanni benannt.

Utricularia Kuhlmanni Merl n. sp.
(leg. Kuhlmann, Rio Branco [Boa Vista]).

Vorausgeschickt sei die Diagnose der Art:

Herba tenera; stolones tenuiter filiformes, apice involuti, ampulliferi, dorso parce foliiferi. Folia imparipinnata — 5,5 cm longa; rhachis

teres, ad apicem sensim in folium lineare, uninervium transiens, inferiore parte interdum stolonifera vel ampullifera. Foliola alterna circ. 0,5—1 mm lata, — 1,3 cm longa, linearia. Scapus circ. 9—12 cm longus, uni — bisquamatus, 4—11 florus. Squamae parvae, medio fixae, inferiore parte erosulae. Bracteae solitariae, medio fixae, subamplectentes, rotundato-ovatae, circ. — 2 mm longae. Pedicelli circ. 3 mm longi. Calyx circ. 1½—2 mm longus; lobus inferior ovato-rotundatus, apice minute bifidus, lobus superior rotundatus, integer, inferiore paulo brevior. Corolla lutea; labium superius integrum, ovatum, marginibus reflexis (e plantis in spiritu vini conservatis) circ. 4 mm longum, diametro transverso 3 mm; labium inferius circ. 7 mm longum, diametro transverso 5 mm, trilobum, lobis integris, medio lateralibus subduplo longiore; palatum gibbosum medio impressum; calcar descendens (— horizontale), subcurvatum, crassiusculum, apice acutum, labio inferiore brevius, circ. 5 mm longum. Capsula globosa; placenta subcurvato-stipitata, semiglobosodisciformis; semina multa (ad 70) minutissima, oblonge ovoidea, laevia.

Inflorescentiae flores cleistogamos producentis scapus e foliorum axillis oriens, uni-biflorus, flore supero plerumque abortivo (ut videtur). Calyx optime evolutus, lobus inferior apice bifidus, superior integer. Corolla ovatoglobosa, calycem vix dimidia parte superans, labio inferiore vix distincto superne inflexo. Semina ad 25.

Das Verbreitungsgebiet der Pflanze scheint sich bis nach Britisch-Guyana hin zu erstrecken, wenigstens glaube ich dies aus Material, das Goebel am Mazaruni sammelte, schließen zu dürfen. Leider fehlten zu einem vollkommen sicheren Vergleich die chasmogamen Blüten.

Anatomisch bietet die Pflanze nichts Neues: sie schließt sich ziemlich dem Bau der U. triloba an. Morphologisch ist sie hauptsächlich wegen ihrer eigentümlichen Blätter und wegen der cleistogamen Blüten bemerkenswert. Die schmalen, linealischen Blätter zeigen ein ungewöhnlich langandauerndes Spitzenwachstum, wodurch einerseits ihre im Verhältnis zur Größe der Pflanze bedeutende Länge (bis 5,5 cm) andererseits ihre Ausläuferähnlichkeit zustande kommt. Dazu trägt noch mehr das reichliche Vorkommen flankenständiger, alternierender Blättchen von gleicher Form bei, sowie der Umstand, daß man im unteren Teil der Blätter an Stelle von Flankenblättern Ausläufer oder Blasen findet (Fig. 25 *a*). Daß es sich bei den flankenständigen Blättern nicht um eine einfache Zerteilung des Blattes handelt, sondern um selbständige Blättchen, zeigt die deutliche Abgliederung an den Ansatzstellen, die sich auch in einer Gewebedifferenzierung äußert. Seitenblättchen zweiten Grades kommen äußerst selten vor. Spaltöffnungen konnte ich an den

Blättern nur in einem Falle finden. Trotzdem die Blätter habituell den Ausläufern sehr nahe kommen, beobachtete ich nirgends, daß ein Blatt an der Spitze in einen echten Ausläufer überging. Der Zustand scheint also besser fixiert zu sein als etwa bei U. longifolia. Das dürfte schon aus den viel regelmäßigeren Stellungsverhältnissen der Organe an den Ausläufern hervorgehen (Fig. 26). Die Ausläuferspitze ist stark eingerollt, die Blätter stehen rein dorsal, die Ausläufer an den Flanken. Blasen treten zweizeilig an den Seiten der Ausläufer auf. An den dünneren Ausläufern zweiter Ordnung scheint die Blattbildung zu unterbleiben. In der Achsel der Blätter, auf der der Ausläuferspitze zugewandten Seite steht vielfach ein Achselsproß, der zu einer Infloreszenz mit cleistogamen Blüten wird. Gewöhnlich entwickelt sich nur eine Blüte weiter, der Vegetationspunkt der Infloreszenz und eine meist angelegte zweite Blüte scheinen zu verkümmern. Die cleistogamen Blüten stellen eigentlich nur stark reduzierte chasmogame Blüten dar (Fig. 25 *b* und *c*). Nur der Kelch ist normal ausgebildet. Der kugeligen, geschlossenen Krone fehlt der Sporn. Das Andröceum ist verhältnismäßig gut entwickelt, wenigstens besser als bei der von Goebel beschriebenen, ebenfalls cleistogamen U. elachista (l. c. 1890, pag. 76—79). Es zeigt an den zwei Staubblättern

Fig. 25. Utricularia Kuhlmanni. *a* Blatt; *b* chasmogame Blüte; *I* Kelch; *II* Krone von vorn; *III* Krone von der Seite; *c* Kleistogame Blüte.

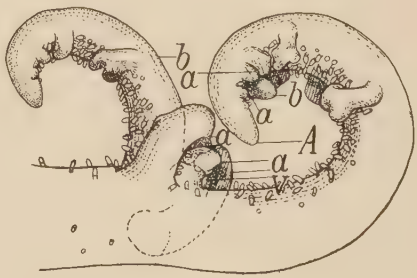

Fig. 26. Utricularia Kuhlmanni. Ausläuferspitze. *a* Ausläufer; *b* Blätter v. Inflorescenz; *A* Ausläufervegetationspunkt.

je eine zweifächerige Anthere; ein deutliches Endothecium ist vorhanden. An einer Blüte konnte ich das Übertreten der Pollenschläuche von den Antheren zur Narbe feststellen. Das Gynäceum unterscheidet sich nur durch die geringere Anzahl von Samenanlagen (14 und 25 in zwei untersuchten Fällen) von dem der chasmogamen Blüten.

Der Blasenbau hat Ähnlichkeit mit dem von U. triloba. Doch sind die Blasen größer, die Antennen setwa schlanker und auf der Außenseite mit längeren, borstenförmigen, mehrzelligen (bis 6 Zellen) Haaren besetzt. Je ein bis zwei solcher Haare finden sich auch öfters neben der Ansatzstelle der Antennen an der Blase selbst. Sehr charakteristisch sind die zäpfchenförmig gestreckten Endzellen der Schleimhaare, sowohl an den Blasen wie Ausläufern.

Da mir zur Untersuchung der südamerikanischen Wasserutricularien nur sehr wenig Material zur Verfügung stand und andererseits der Formenreichtum, wenigstens der vegetativen Organe in dieser Gruppe ein geringerer ist, so beschränke ich mich im wesentlichen auf die Mitteilung einiger an den Blasen gemachter Beobachtungen.

Utricularia quinqueradiata F. Kam.
(leg. Spruce, Pará).

Die unter diesem Namen im Regnell'schen Herbar befindlichen Exemplare gehören der Sektion Megacista (Kamienski l. c. 1895) an. Sämtliche Arten dieser Gruppe sind reich beblätterte Pflanzen, die an der Infloreszenzbasis blasige Schwimmkörper in radialer Anordnung besitzen[1]). Zu dieser Gruppe gehören U. inflata, U. stellaris, U. inflexa, U. Benjamineana u. a. — Die Blasen von U. quinque-radiata sind nach dem Typ der U. vulgaris-Blasen gebaut. Sie sind von linsenförmiger Gestalt und weisen eine Klappe mit sehr kräftigen Borsten in der Mitte auf. Die Antennen sind zart und kurz. Von den Endzellen der inneren vierarmigen Haare laufen die Glieder je eines Paares einander fast berührend parallel, die beiden anderen divergieren etwas stärker.

Utricularia foliosa L.
(leg. Mosén, S. Paulo).

Die Pflanzen gehören derselben Gruppe wie U. vulgaris, der Sektion Lentibularia an, ebenso wie die nächstfolgenden: U. oligosperma, cfr. U. resupinata, U. pulcherima, U. Malmeana und U. cucullata. Die

1) Goebel, K., Pfl. Sch., pag. 136—137.

Blasen scheinen auf den ersten Blick antennenlos bei einer ähnlichen Bauart wie die der vorigen Art. Einige jüngere Blasen wiesen jedoch an der Stirn deutlich zwei längliche Höcker auf, so daß man die Blasen doch eigentlich zum antennentragenden Typ rechnen muß. Die vierarmigen Haare zeigten dieselbe Gestalt wie die von U. minor (vgl. Meierhofer[1]). Ihre Endzellen waren alle nach einer Seite gerichtet.

Utricularia oligosperma St. Hil.
(leg. Malme, Rio Grande do Sul).

Bezüglich der Anatomie finden sich Angaben bei Merz (l. c.), die Blasen stimmen mit denen von U. foliosa überein, doch waren deutliche, wenn auch zarte Antennen vorhanden, auch die zierlichen Blasen der U. cfr. resupinata (Herb. Regnell.) haben diesen Typ.

Utricularia pulcherrima Sylven
(leg. Malme, Matto Grosso).

Die Art gehört mit U. Malmeana, U. cucullata und U. palatina einem Formenkreis an, bei dem sämtliche Blattzipfel am Ende Blasen tragen. Es sei an dieser Stelle gestattet, den von Sylven verwendeten Ausdruck „foliis verticillatis" zu berichtigen. Es liegen hier dieselben Verhältnisse vor wie bei der von Luetzelburg beschriebenen U. elephas. Wir haben es mit zweizeiliger Blattstellung zu tun wie bei allen Wasserutricularien, was die Untersuchung der Vegetationspunkte ohne weiteres ergibt. — Die Blasen sind groß und von linsenförmiger Gestalt. Antennen fehlen ihnen vollständig. Die Klappe ist wie die von U. purpurea[2]) in der Mitte mit einem Zellpolster versehen, dessen Spitze ein Büschel langer Drüsenhaare aufsitzt. Die Mittelzelle dieser Haare ist stark verlängert und an ihrem Ende bauchig angeschwollen. Die Endzellen haben birnförmige Gestalt — im Gegensatz zu den kugelförmigen Endzellen bei U. purpurea und den scharf zugespitzten bei U. elephas. Die Mündung ist an ihrem freien Rand mit einigen Reihen kurzer, kolbenförmiger Drüsenhaare eingesäumt. Die inneren Haare gleichen denen von U. elephas, doch sind die Endzellen kürzer. Das Widerlager ist ebenfalls wie bei dieser Art gebaut. Blasen sowohl wie Ausläufer sind bedeckt mit zottigen, dreiteiligen Haaren. Der Querschnitt der

1) Meyerhofer, H., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Utricularia-Blasen. Flora 1902, Bd. XC.

2) Goebel, K., a. a. O. pag. 105, 1890. — Ders., Pfl. Sch. II. — Merz, a. a. O. pag. 45. — Luetzelburg, a. a. O. pag. 193.

Infloreszenz zeigt ein ähnliches Bild wie bei U. purpurea: In der Rinde sehen wir einen Ring von ca. 14 großen, radial angeordneten Lufträumen, mechanisches Gewebe dagegen fehlt. Das Phloem besteht aus ca. acht kleineren im Mark peripherisch verteilten Gruppen, sowie einigen größeren, zentral gelagerten Phloemteilen, Gefäße sind nur in ganz geringer Zahl nachzuweisen.

Utricularia Malmeana Sylven
(leg. Malme, Matto Grosso).

Die Pflanze verhält sich in ihrem anatomischen Bau ähnlich wie die vorige Art. Die Blasen gehören zu dem Typ, den Luetzelburg zuerst bei einer kleinen aus Trinidad stammenden Art der schon öfters genannten U. elephas beschrieb. Die Blasen dieser Gruppe tragen unterhalb des Widerlagers einen langen, gekrümmten, dicht mit langen Haaren bedeckten Rüssel und statt der Antennen, zwei Büschel langer Haare. Zwischen den Blasen von U. Malmeana und U. elephas vermag ich keinen Unterschied anzugeben. Auch die Blasen der verwandten U. cucullata sind nach diesem Typ gebaut. Ob U. elephas vielleicht mit einer der beiden genannten Arten, denen sie zweifellos äußerst nahe steht, identisch ist, konnte ich, da ich nur eine einzige junge Blüte von U. elephas sah, nicht entscheiden. Es sei an dieser Stelle noch bemerkt, daß U. palatina (Herb. Monacensis) den gleichen Blasenbau wie diese Arten hat, nur scheinen die vierarmigen Haare etwas kürzere Endzellen zu besitzen.

Utricularia emarginata Benj.
(leg. Lindmann, Rio Grande do Sul).

U. emarginata gehört mit U. exoleta, U. obtusa, U. pallens einer Gruppe an, deren Vertreter offenbar an das Leben in seichterem Wasser, bzw. im Schlamm angepaßt sind und bei der die Blätter eine weit geringere Entwicklung erfahren haben als in den Sektionen Lentibularia oder Megacista. Die Blasen aller vier genannten Arten verhalten sich ihrem Bau nach annähernd gleich. Es sind ihnen allen stark voneinander entfernte, haarförmige, mit langen, borstigen, vielzelligen Haaren versehene Antennen eigen, zwischen denen ein bis zwei lange, vielzellige Haare, gleich denen der Antennen stehen. Zu beiden Seiten des Eingangs in der Höhe des Widerlagers befindet sich eine Anzahl derselben Haare (bei U. exoleta in größerer Zahl) an der Außenwand der Blase[1]). Für

1) Ein verwandter Typ bei einer Landform wurde oben für U. pusilla beschrieben.

alle untersuchten Arten dieser Gruppe ist die länglich-eiförmige, am Ende spitz abschließende Form der Endzellen der vierarmigen Haare charakteristisch. Unterhalb des Widerlagers finden wir die bekannte Reduktion der vierarmigen Haare auf zweiarmige. Die Klappe trägt in der Mitte vier bis fünf Borstenhaare. Bezüglich des anatomischen Baues der Ausläufer und Infloreszenzen herrscht ebenfalls Übereinstimmung (cfr. U. exoleta bei Merz, l. c. pag. 33).

Die Keimung erfolgt vermutlich bei allen Formen der Gruppe nach dem Schema der U. exoleta (Goebel, l. c. 1890) unter Entfaltung von zwei Cotyledonen. Für U. emarginata wurde dies bereits festgestellt[1]).

Schließlich möchte ich noch erwähnen, daß ich unter dem von R. E. Fries im Kongogebiet (Katanga ad Bulelo river loco graminoso humido) gesammelten Genlisea-Material Bruchstücke einer kleinen, mit spatelförmigen ca. 4 mm langen Blättern versehene Utricularia fand, von der eine Blase in Fig. 27 abgebildet ist. Wahrscheinlich gehört sie einer mit der U. firmula Welw. identischen oder ihr doch nahestehenden Art an, wenigstens nach der in Hooker's Icones Plantarum[2]) wiedergegebenen sehr schematischen Ansicht einer Blase. Charakteristisch ist die birnförmige Gestalt der Blasen, sowie die den Blaseneingang überdachenden strahlig divergierenden fünf Drüsenhaare mit kegelförmigen großen Basalzellen. Das Blaseninnere zeigte unterhalb des Widerlagers seitlich keulenförmige nach der Mitte zu zweiarmige Haare. Vierarmige fanden sich nur spärlich. Der sehr kleinen Klappe fehlten Borstenhaare.

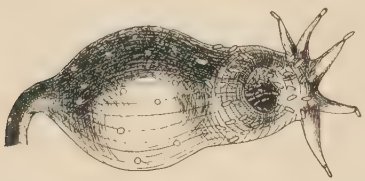

Fig. 27. Utricularia firmula. Blase von unten gesehen.

Ich lasse hier die Maße der Blasen bei einigen Arten folgen. Da die Blasengröße einerseits ziemlich variabel ist und es sich andererseits an totem, oft spärlichem Material schwer sagen läßt, ob die gemessene Blase schon ihre Maximalgröße erreicht hat, so kann es sich hierbei nur um Annäherungswerte handeln. Zur Untersuchung wurden möglichst gutentwickelte Blasen verwendet.

1) Chandler, B., Annals of Botany, April 1909, Vol. XXIII, No. 90.
2) Hooker's Icones Plantarum 1909, Pl. 2797.

Vergleichende Zusammenstellung der Blasengröße einiger Arten.

(Gemessen: größter Durchmesser der Blase, ohne Anhangsorgane.)

	mm		mm
Polypompholyx multifidia	2,5	U. modesta	1,7
U. amethystina	1,5	U. nana	0,8
U. australis	2,5	U. nelumbifolia	3,2 Primärblasen 1,3
U. bicolor	1,8	U. nigrescenz	0,7
U. Campelliana	1,7	U. obtusa	1,5
U. coerulea	1,8	U. oligosperma	2,4
U. colorata	1,2	U. orbiculata	0,75
U. cucullata	2,3	U. palatina	1,8
U. denticulata	1,0	U. pallens	2,0
U. dichotoma	1,4	U. peltata	1,2
U. Dusenii	1,0	U. pusilla	0,4
U. elephas	2,0	U. prehensilis	0,9
U. emarginata	1,5	U. Regnelli (?)	1,0
U. flexuosa	2,3	U. reniformis	3,5
U. foliosa	2,2	U. reticulata	2,0
U. geminiloba	2,0	U. spicata	1,0
U. globulariaefolia	2,5	U. Spruceana	0,55
U. Glückii	1,4	U. subulata	0,45
U. Herzogii	1,3	U. ternata	1,4
U. Hookeri	3,0	U. tridentata	1,4
U. Kuhlmanni	(0,73)—1,02	U. triloba	0,46
U. lateriflora	0,5	U. uliginosa	1,3
U. longeciliata	0,2	U. viscosa	0,55
U. longifolia	1,8 Primärblas. 1,1	U. spec. Ltzbg.	1,2 (viscosa?)
U. Malmeana	2,5	U. volubilis	1,8 (Ausläuferblasen)
U. Menziesii	1,1	U. volubilis	3,2 (Stämmchenblas.)

Die aus den vorliegenden Untersuchungen an den vegetativen Organen für die Zusammengehörigkeit der einzelnen Arten zu ziehenden Schlüsse stimmen im allgemeinen mit den Ergebnissen der Sylven'schen Arbeit überein. Vergleicht man die von mir angewandte Einteilung mit der Kamienski'schen, so deckt sich die Gruppe Utricularien mit blasentragenden Blättern ungefähr mit der Sektion Oligocista; während die Sektionen Foliosa, Phyllaria und Orchidioides unter die Gruppe: Utricularien mit blasenlosen Blättern fallen. Übrigens wurde diese Unterscheidung Kamienski's, die auf einer ziemlich willkürlichen Behandlung der Morphologie der vegetativen Organe gegründet ist, bereits von Sylven wieder aufgegeben zugunsten der älteren Einteilung nach Blütenform und -farbe, Form der Hochblätter usw., eine Einteilung, die sich, solange noch so viele Arten in ihren vegetativen Organen ungenügend bekannt sind, für systematische Zwecke am brauchbarsten erweist.

Blütenentwicklung von Genlisea ornata.

Die Blüten von Genlisea treten in terminalen, botrytischen Infloreszenzen ohne Gipfelblüte in geringer Anzahl auf. Jede Blüte besitzt ein Deckblatt und zwei transversale Vorblätter. Der Kelch besteht wie bei Pinguicula aus fünf getrennten Kelchblättern im Gegensatz zu Polypompholyx mit vier Kelchblättern, wobei das vordere durch Verwachsung von zwei Kelchblättern entstanden zu denken ist und Utricularia mit nur zwei Kelchblättern wohl auch durch Verwachsung von zwei und drei Gliedern entstanden[1]). Auf der Außenseite sind die Kelchblätter dicht bedeckt mit langgestielten Drüsenhaaren, deren Stiel aus mehreren (ca. fünf) Zellen besteht und deren Köpfchen durch radiale Querwände in mehrere Zellen gefächert erscheint. Außerdem tragen sie beiderseits Spaltöffnungen. Die gleichen langgestielten Drüsenhaare finden wir auf der ganzen Unterseite der sympetalen zweilippigen Blumenkrone. Auch der Sporn hat Drüsenhaare. Die Unterlippe ist dreiteilig und läßt somit auch im erwachsenen Zustande ihre Entstehung aus drei Gliedern erkennen. Sie trägt in der Mitte den großen, leicht bauchigen Sporn. Die Innenseite des Spornes zeigt papillös vorgewölbte Epidermiszellen, dazwischen vereinzelte kurzgestielte Köpfchenhaare mit mehrzelligen Köpfchen, wie sich solche auch noch in Menge auf der inneren Seite der Oberlippe und sehr vereinzelt auch auf der Unterlippe finden.

Gegen den Schlund hin bildet die Unterlippe einen stark vorspringenden Gaumen, der durch eine tiefe Längsfurche in zwei Höcker geteilt wird. An dieser Stelle ist die papillöse Struktur der Epidermiszellen besonders stark ausgebildet. Die Oberlippe läßt in erwachsenem Zustand ihre Entstehung aus zwei Primordien nicht mehr erkennen. Sie ist eiförmig und nahezu ganzrandig. Die an Ober- und Unterlippe sich anschließende Kronröhre ist äußerst kurz und zeigt an ihrer oberen Ansatzstelle eine leichte Aussackung. Staubblätter sind, wie bei allen Lentibularieen nur zwei vorhanden. Die annähernd dreikantigen, seitlich zusammengedrückten Filamente haben eine fleischige Textur. Die tetraedrischen rundlichen Pollenkörner besitzen vier Austrittsstellen für die Pollenschläuche. Auf den Bau des Gynäcoeums soll im folgenden noch etwas näher eingegangen werden. Hier sei nur bemerkt, daß dasselbe aus zwei median verwachsenen Fruchtblättern besteht. von den beiden Narbenlappen ist der obere rudimentär (cfr. Fig. 28 *c*). Der untere führt auf seiner Oberseite eine große Anzahl plasmareicher Papillen, die in

1) Eichler, A. W., Blütendiagramme I, pag. 215. Leipzig 1875.

zahlreichen Querbändern angeordnet sind. Da mir bei der Untersuchung der Blütenentwicklung nur wenige junge Blüten zur Verfügung standen, so beschränkten sich meine Untersuchungen im wesentlichen auf die Feststellung, ob sich Rudimente der drei fehlenden Staubblätter auch bei Genlisea nachweisen lassen, wie dies von Lang (l. c.) bei Polypompholyx, und Dickson[1]) und Wydler[2]) bei Pinguicula geschehen ist.

Wie Fig. 28*a* zeigt, verhält sich Genlisea in dieser Hinsicht wie Utricularia[3]), die drei Staubgefäße sind restlos verschwunden, auch an etwas jüngeren und an älteren Stadien konnte ich keine Rudimente wahrnehmen. Das erste Kelchblatt ist der Infloreszenzachse adossiert. (Vgl. auch das Diagramm von G. aurea bei St. Hilaire[4]).

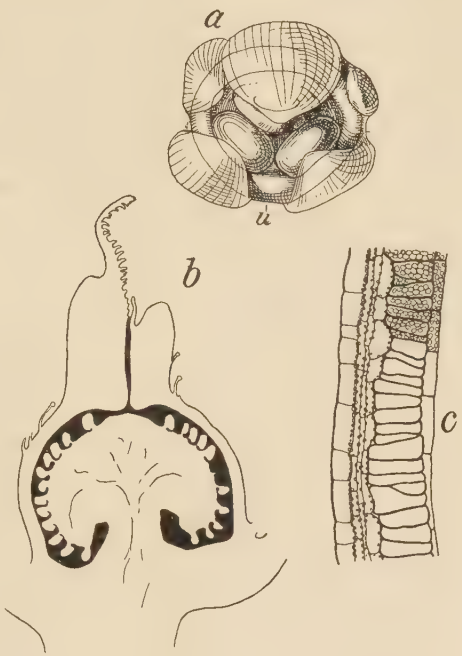

Fig. 28. Genlisea ornata. *a* junge Blüte, *u* Unterlippe; *b* Fruchtknoten im Längsschnitt; *c* Pericarp-Längsschnitt.

Samenentwicklung von Genlisea.

Die Samenentwicklung verfolgte ich bei G. ornata, G. filiformis und G. glandulosissima. Von beiden letzteren Arten vorwiegend ältere Stadien, ohne jedoch nennenswerte Unterschiede zwischen den einzelnen Arten zu finden.

Genlisea besitzt eine kurz gestielte, kugelige Zentralplacenta, auf

1) Dickson, Al., On the development of the flower of Pinguicula vulgaris L. etc. Transact. of the royal society of Edinburgh, Vol. XXV, pag. 639—653.

2) Wydler, H., vgl. Eichler, I, pag. 216.

3) Buchenau, Morphologische Studien an deutschen Lentibularieen. Botan. Zeitung 1865, Nr. 8—12.

4) St. Hilaire, A. de et Girard, F. de, Monographie des Primulacées et des Lentibulariées du Brésil méridional et de la République Argentine. Ann. des scienc. nat., 2. ser., Tome XI. Paris 1839.

der in großer Anzahl die anatropen Samenanlagen sitzen (Fig. 28*b*). Der Gipfel der Placenta von G. ornata (und filiformis, doch hier weniger deutlich) trägt keine Samenanlagen. Die Samenanlagen haben nur ein Integument, der Nucellus ist bis auf eine Zellage reduziert, die später vollständig verdrängt wird. Die zur Bildung des achtkernigen Embryosackes führenden Teilungen scheinen soweit sich nach dem durch die Alkoholfixierung stark geschrumpften Material sagen läßt, normal zu verlaufen. Der befruchtungsfähige Embryonalsack enthält außer dem Eiapparat und dem sekundären Embryosackkern drei Antipoden (Fig. 29*A*). Bezüglich der Befruchtung konnte ich nur beobachten, daß der Pollenschlauch seinen Weg durch die Mikropyle nimmt (G. filiformis). Im Integument bemerken wir rings um den Embryosack ein Epithel, wie bei den meisten Sympetalen. Soweit decken sich die Verhältnisse mit denen bei Pinguicula; während sich aber bei dieser Gattung keinerlei Anlagen von Nährgeweben nachweisen lassen, ist bei Genlisea ein solches vorhanden, und zwar sowohl an der Chalaza wie in der Nähe der Mikropyle rings um den Embryosack. Die Zellen dieser Nährgewebe zeichnen sich durch ihren Plasmareichtum, sowie durch die eigentümlich gequollen scheinenden Membranen aus. Handschnitte mit Jodjodkalium behandelt ergaben einen ziemlichen Gehalt an Stärke im ganzen Integument (ebenso in der Placenta), besonders aber in der Nähe der Mikropyle und der Chalaza. Der Embryosack selbst enthielt ebenfalls große Mengen offenbar dem Integument entnommener Stärke. Ein ähnliches Vorkommen haben wir auch bei Byblis, die nach der Ansicht Lang's (l. c.) den Lenti-

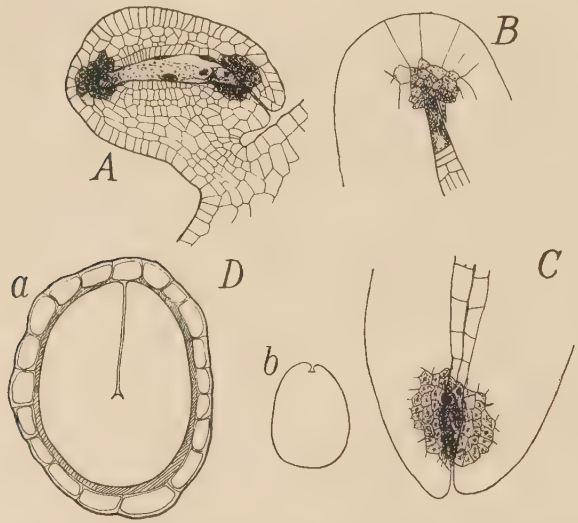

Fig. 29. Samenentwicklung von Genlisea. *A* Samenanlage m. befruchtungsfähigem Embryosack von G. ornata; *B*, *C* Haustorien von G. ornata; *B* Chalazahaustorium; *C* Mikropyläres Haustorium; *D a*, reifer Samen v. G. violacea (Längsschnitt); *D b*, Embryo aus reifen Samen v. G. filiformis (Längsschnitt).

bularieen anzugliedern wäre. Mit der Lage des Nährgewebes hängt es auch zusammen, daß bei Genlisea kein Austreten des Embryosackes aus der Mikropyle wie bei Utricularia erfolgt. Die eigentliche Endospermbildung vollzieht sich vorwiegend im mittleren Teil des Embryosackes, während sich die beiden Enden zu Haustorien umbilden. Jedoch nehmen diese hier viel geringeren Raum ein als bei anderen Lentibularieen, vor allem verästeln sie sich nicht. Soweit sich erkennen ließ', enthalten beide Haustorien je zwei Kerne (Fig. 29 *B* und *C*). Die Entwicklung des Embryos verläuft wie bei anderen Dicotylen. (Vgl. auch Kamienski, l. c. 1890).

Im reifen Samen erscheint das Endosperm vollständig aufgebraucht, der ganze Raum wird von dem Embryo, der viel Aleuron und fettes Öl enthält, ausgefüllt. Der Embryo aller bis jetzt untersuchten Genliseen besitzt zwei Cotyledonen, und zwar sind diese bei G. violacea (Fig. 29 *Da*), G. africana und G. reflexa sehr dick und groß (Kamienski, l. c. 1890), ebenso bei G. glandulosissima wo sie ungefähr die halbe Länge des ganzen eiförmigen Embryos haben. Bei G. filiformis (Fig. 29 *Db*) — nach Kamienski auch bei G. ornata und G. luteoviridis — sind sie nur als zwei kleine Höcker ausgebildet. Der Embryo ist völlig wurzellos, doch findet sich am basalen Ende eine Gruppe etwas kleinerer Zellen. Die Testa setzt sich aus einfachen verdickten Epidermiszellen zusammen und bietet bei den einzelnen Arten wenig Verschiedenheiten. Erwähnung verdient noch die Ausbildung des reifen Pericarps bei G. ornata (Fig. 28 *c*), wo wir die zweite Zellage von innen aus stark verholzten, viel Stärke führenden Zellen gebildet sehen, die in der Radialrichtung des Fruchtknotens gestreckt erscheinen.

Samenentwicklung bei Utricularia.

Die wichtigsten Arbeiten über diese Frage sind, wenn man von der ersten älteren Arbeit Kamienski's[1]), die fast ausschließlich die Embryobildung berücksichtigt, absieht: die Arbeiten von Merz (l. c.), van Tieghem[2]) und Lang (l. c.). Die interessanten, von diesen Autoren geschilderten Vorgänge veranlaßten mich, noch weitere Arten zur Untersuchung heranzuziehen, insbesondere auch Vertreter aus der Gruppe der großen „lebendiggebärenden" Landutricularien und der primitiven

1) Kamienski, Fr., Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Utricularien. Botan. Zeitung 1877, pag. 761—775.

2) Tieghem, Ph. van, Sur les nodules nourriciers du placente des Utriculaires. Bull. mus., Tome VI, pag. 39. Paris 1900.

australischen. Ich hatte Gelegenheit, die Samenanlagen bei folgenden Arten zu untersuchen: U. amethystina, bicolor, colorata, elephas, dichotoma, emarginata, globulariaefolia, lateriflora, longeciliata, Lundii, Lindmanni, Malmeana, modesta, Menziesii, nana, oligosperma, pallens, peltata, pulcherima, pusilla, reniformis, spicata, triloba, ternata, tridentata und volubilis. Dabei zeigte es sich, daß, wenn auch der Entwicklungsgang bei allen Arten im Prinzip übereinstimmt, sich doch zwischen manchen Spezies nicht unwesentliche Unterschiede hierin vorfinden. Einige der Haupteigenschaften, die allen Arten gemeinsam sind, und die durch die Merz'sche Arbeit bereits bekannt sind, seien hier

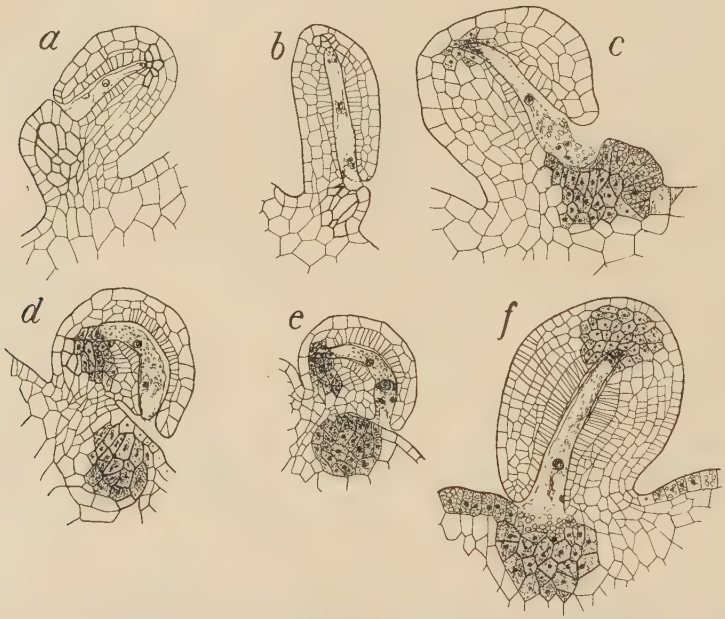

Fig. 30. Samenanlagen v. Utricularia. *a* U. Menziesii; *b* U. globulariaefolia; *c* U. elephas; *d* U. colorata; *e* U. spicata; *f* U. reniformis.

kurz wiederholt: Alle Arten haben nur ein Integument. In der Gegend der Chalaza und in der Placenta sind Nährgewebe angelegt, im Zusammenhang damit steht die Anlage von Haustorien am oberen und unteren Ende des Embryosackes und dessen Heraustreten aus der Mikropyle. Den Embryosack umgibt ein Epithel, das dem Integument angehört. Der Nucellus wird schon frühzeitig vom Embryosack verdrängt. Die Endospermbildung bleibt auf den mittleren Teil des Embryosackes beschränkt.

Als typisches Beispiel kann U. reniformis (Fig. 30*f*) wenigstens für die jungen und mittleren Stadien der Samenbildung gelten. Sowohl das Chalaza-, wie das Placentanährgewebe ist hier ziemlich groß und scharf vom übrigen Gewebe differenziert. Die Nährgewebszellen führen keine Stärke, die Zellkerne sind nicht größer als die der Nachbarzellen. Die Placenta selbst ist auffallend arm an Stärke, nur in ihren Epidermiszellen ist solche vorhanden, hier allerdings in beträchtlicher Menge, besonders oberhalb des Nährgewebes. Die Stärke scheint eine wichtige Rolle bei der Ernährung des Embryosackes zu spielen, denn man kann sie im ganzen unteren Teil des Embryosackes nachweisen, und zwar schon in den der Befruchtung vorausgehenden Stadien (vgl. Fig. 30*f*, Auflösung der Placentaepidermis.) Außer den genannten Nährgeweben

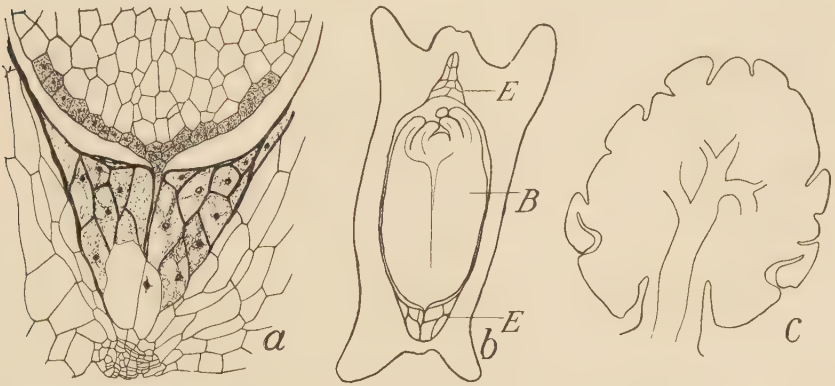

Fig. 31. *a* Längsschnitt durch das basale Ende eines reifen Samens. *b* Reifer Samen v. U. reniformis im Längsschnitt; *E* Endosperm; *B* Embryo. *c* Placenta mit schildförmigen Samenanlagen (U. pallens, Längsschnitt).

werden offenbar auch die den Embryosack umschließenden Zellen an der Mikropyle zu seiner Ernährung herangezogen; ihre Membranen verhalten sich beim Färben (Hämatoxylin-Eisenalaun-Lichtgrün) ähnlich wie die der Nährgewebszellen, d. h. sie färben sich stärker als die anderen Membranen. Außerdem zeigen diese Zellen Zerfallserscheinungen an ihren Kernen. Im reifen Samen von U. reniformis finden wir neben einem hochentwickelten Embryo mit einer Anzahl von Primärblättern zwei Kappen von Endosperm (Fig. 31 *b*), das sich bei dieser Art länger im Samen erhält als bei anderen, jedoch sind die Zellen bereits ziemlich inhaltsarm (Fig. 31 *a*). Der obere Endospermteil enthält die Reste des abgekapselten Chalaza Haustoriums, während das Placenta-Haustorium bei der Abschnürung in dieser verbleibt. Gefäße waren in den Primär-

blättern und im Hypocotyl nicht zu erkennen. Ihr Verlauf wird auf dieser Entwicklungsstufe durch langgestreckte embryonale Zellen bezeichnet. Noch wäre auf eine Eigentümlichkeit des fertigen Embryos hinzuweisen. Die Epidermiszellen des basalen Endes, an die sich der Embryoträger anschließt (cfr. Fig. 31*a*), und vielfach einige Zellen der nach innen angrenzenden Zellschicht unterscheiden sich von den anderen Epidermiszellen, sowie von den Zellen des inneren Gewebes durch ihre geringere Größe, Plasmareichtum und Armut an Reservestoffen. Es ist der Gedanke naheliegend, daß wir es hier mit einem Rest meristematischen Gewebes zu tun haben, das sich bei dieser Art noch an Stelle der rückgebildeten Wurzel, die allen Utricularien fehlt, erhalten hat. Doch läßt sich für eine derartige Hypothese kaum ein Beweis erbringen.

Ein ähnliches plazentäres Nährgewebe haben auch U. longeciliata, U. nana, U. peltata, U. spicata. Eine Vorwölbung des Nährgewebes über das Placentaniveau findet nicht statt. Die genannten Arten haben deutlich kampylotrope Samenanlagen (Fig. 30*d* und *e*), was bisher von keiner Lentibulariee bekannt war. Bei U. colorata und U. spicata beträgt die Krümmung des Embryosackes ca. 90°.

Die Wasserformen mit schildförmigem Samen U. emarginata, U. oligosperma und U. pallens fallen durch die Größe ihres gleichfalls eingesenkten Placentanährgewebes auf, ebenso durch die mächtige Ausbildung, die das apikale Haustorium erfährt. Die Samenanlagen dieser Arten erheben sich kaum über die Oberfläche der Placenta (Fig. 31*c*).

Bei anderen Arten macht sich ein mehr oder weniger starkes Hervortreten des Nährgewebes geltend (Fig. 30*b* und *c*). Bei U. globulariaefolia und ihren Verwandten z. B. U. amethystina, U. bicolor, ist diese Vorwölbung besonders ausgeprägt. Da das Nährgewebe gerade im Winkel von Funiculus und Placenta liegt (Fig. 30*b*) kann man schwer sagen, ob man es hier nicht bereits dem Funiculus zurechnen soll. Jedenfalls läßt sich in diesem Vorkommen schon eine Annäherung an die Verhältnisse bei Polypompholyx erblicken, zumal die Untersuchung anderer primitiver australischer Utricularien z. B. von U. Menziesii (Fig. 30*a*), U. volubilis usw. zeigte, daß auch diesen Arten ein funikuläres Nährgewebe zukommt. Dieser Umstand weist übrigens ebenso wie der ganze anatomisch-morphologische Bau auf die enge Zusammengehörigkeit von Polypompholyx mit den primitiven australischen Utricularien hin[1]).

Die angeführten Tatsachen haben gezeigt, daß sich zwischen der extrem-funikulären Lage des Nährgewebes bei Polypompholyx und der

1) U. lateriflora dagegen hat bereits ein deutlich plazentäres Nährgewebe.

plazentären, z. B. bei U. reniformis alle Übergänge finden, was als Bestätigung der Ansicht Goebel's[1]), daß das Placentanährgewebe bei Utricularia wohl dem Funiculus zuzurechnen sei, angeführt werden kann.

Die Testa der reifen Samen ist in den einzelnen Gruppen sehr verschieden ausgebildet; ebenso variiert die Größe der Samen stark. Testafortsätze finden wir besonders in der Gruppe der lebendiggebärenden Arten, deren Embryo noch innerhalb der Frucht eine größere Anzahl von Primärblättern anlegt, z. B. bei U. reniformis. U. nelumbifolia (vgl. Fig. 16*a*) zeigt diese Fortsätze nur schwach angedeutet. Außer bei den asiatischen Arten U. brachiata und U. orbiculata hat auch U. Dusenii Testafortsätze (Fig. 32*a*, I. und II). Einen ähnlichen Samen wie bei U. Dusenii finden wir bei der Wasserform U. quinqueradiata. U. pulcherrima hat rundliche Samen mit zahlreichen lappenartigen oder stumpfkegelförmigen Fortsätzen und ähnlichen Verdickungsleisten wie sie in Fig. 15 U. reniformis zeigt, nur in bedeutend größerer Zahl. Während alle diese Samen einer Verbreitung durch die Luft oder durch Tiere angepaßt erscheinen, dürfte die Schildform der Samen einiger Wasserarten, z. B. von U. emarginata bei einer Verbreitung durch das Wasser eine Rolle spielen. Einen der häufigsten Samentypen bilden die kleinen, glatten eiförmigen, wie wir sie z. B. bei U. longeciliata haben. Hier erreichen die wenigen glatten Testazellen oft die Länge des ganzen Samens. Ihre Wände sind gleichmäßig verdickt. Solche Samen haben außerdem U. triloba und die verwandten Arten (U. nigrescenz, U. subulata, U. pusilla, U. Kuhlmanni). U. colorata, U. Meyeri und U. spicata erinnern in ihren Samen an die von U. bifida (Goebel, l. c. 1890, Fig. 71), deren Testazellen starke Streifung der Membranen aufweisen. Die Samen von U. elephas gleichen in ihrer Gestalt so ziemlich denen von U. elachista (Goebel, l. c. 1890). Schmale, längliche Samen finden sich bei U. longifolia und U. globulariaefolia; bei letzterer (und U. modesta,

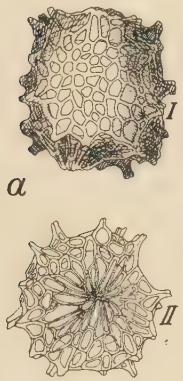

Fig. 32 a. *a* Samen v. U. Dusenii. *I* Seitenansicht; *II* Oberansicht.

Fig. 32 b. *b* Samen v. U. globulariaefolia.

1) Goebel, K., Organographie, 1898, Bd. II, pag. 809.

U. bicolor) macht sich eine auffallende korkzieherartige Drehung im Verlauf der Testazellen bemerkbar (Fig. 32 *b*).

Vergleichende Zusammenstellung der Größe einiger Samen.

	Länge mm	Breite mm	
Genlisea glandulosissima . . .	0,34	0,30	
„ filiformis	0,21—0,25	0,14—0,18	
„ violacea	0,47—0,52	0,37—0,40	
Utricularia bicolor	0,23—0,25	0,15—0,17	
„ colorata	0,33	0,25	
„ Dusenii	0,5	0,45	
„ elephas	0,46	0,41	
„ emarginata . . .	1,2—1,3	0,27—0,36	(Dicke!)
„ globulariaefolia . .	0,75—0,85	0,13—0,20	
„ longeciliata . . .	0,22	0,13—0,15	
„ longifolia	1,2—1,4	0,5—0,6	
„ Meyeri	0,21—0,24	0,17	
„ modesta	0,27—0,34	0,11—0,14	
„ nelumbifolia . . .	1,7	0,9—1,0	
„ neottioides . . .	0,30—0,32	0,16	
„ nigrescens	0,21—0,23	0,14	
„ pulcherrima . . .	0,65—0,67	0,47	
„ quinqueradiata . .	0,75	0,6	
„ reniformis	1,8	0,7	
„ „ var. . .	1,4—1,57	0,36—0,45	
„ Regnelli	0,30	0,26	
„ spicata	0,22	0,20	
„ subulata	0,35	0,21	
„ triloba	0,22—0,30	0,14—0,20	

Experimenteller Teil.

Regenerationsversuche.

Auf die hohe Regenerationsfähigkeit der Utricularien hat bereits Goebel (l. c. 1890, pag. 81) hingewiesen. Der genannte Autor hat auch die ersten Regenerationsversuche mit Landutricularien angestellt und besonders die abnorme hierbei zutage tretende Polarität der Blätter hervorgehoben[1]). Die schon erwähnte Sammlung lebender Utricularien des Münchener Botanischen Gartens bot mir Gelegenheit, die Regene-

1) Goebel, K., Über Regeneration bei Utricularia. Flora 1904, Bd. XCIII, pag. 98. — Ders., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, 1908, pag. 239—241.

ration sowohl bei Arten zu untersuchen, bei denen das Spitzenwachstum der Blätter weniger deutlich ausgeprägt ist (U. reniformis, U. Dusenii) als auch bei solchen, wo die Polarität des Blattes durch das Vorhandensein von bevorzugten Stellen zweiter Ordnung bei der Regeneration nicht zum Ausdruck gelangt (U. uliginosa, U. prehensilis, U. triloba).

Utricularia reniformis.

Da die von Luetzelburg aus Brasilien importierten Pflanzen bis jetzt noch nicht zur Blüte gelangten, so ist die auf Grund der Blätter und Blasen aufgestellte Bestimmung nicht ganz sicher, jedoch ist dies für die Erörterung der vorliegenden Fragen nicht von Bedeutung, da sich, wie wir sehen werden, auch andere verwandte Arten ähnlich verhalten. Zu den Versuchen wurden Blätter von einem Durchmesser von 2—15 mm benützt. Die Blätter wurden von der Mutterpflanze abgetrennt und auf ausgekochten und mit Nährlösung getränkten Torf gelegt. Nach Verlauf von 5—10 Tagen zeigten sich die ersten kleinen Regenerate schon mit bloßem Auge erkenntlich in der Nähe der Blattspitze. Später, nachdem die Sprossung an der Spitze schon eine gewisse Größe erreicht hatte, erschienen in vielen Fällen auch an anderen Stellen des Blattes in der Nähe des Blattrandes Regenerate (Fig. 33), doch trat dies nicht so regelmäßig ein wie die Adventivsproßbildung an der Blattspitze und der Zeitpunkt des Eintrittes der Regeneration an diesen Stellen war bei den einzelnen Blättchen sehr verschieden. Das spontane Vorkommen von Adventivsprossen an Keimlingsblättern von U. reniformis wurde von Goebel bereits früher erwähnt. Ebenso, daß sich Adventivsprosse oft in großer Zahl an jungen Blättern vorfinden. Auch an einigen Blättchen der hiesigen Pflanzen konnte ich ein solches scheinbar spontanes Auftreten von Adventivsprossen beobachten, und zwar an Blättern, die noch im Zusammenhang mit der Mutterpflanze waren, möchte es aber dahingestellt sein lassen, ob es sich hier nicht um irgendwelche, den Hauptvegetationspunkt der zugehörigen Ausläuferteile schädigende Einflüsse in der Kultur handelt. - Für die Beurteilung der Regenerationsvorgänge bei U. reniformis ist es nötig, auf einige Besonderheiten im Bau der Blätter einzugehen. Die ausgeprägt nierenförmigen Blätter zeigen eine handförmige Nervatur, deren einzelne Gefäßbündel gegen den Rand zu vielfach anastomosieren. Der Mittelnerv zeichnet sich durch eine kräftigere Ausbildung vor den anderen aus. Während nun das übrige Gewebe des Blattes bald in seinem Äußeren den Charakter eines fertigen Gewebes annimmt, behält an der Endung

des Mittelnervs nahe der Spitze ein kleiner Komplex von Epidermiszellen der Blattoberseite noch längere Zeit embryonalen Charakter. Die Zellen an dieser Stelle fallen durch ihre Kleinheit gegenüber den Nachbarzellen sofort auf (Fig. 34 *IIa*). Am ausgewachsenen Blatt sind sie nicht mehr vorhanden, doch konnte ich sie noch an Blättern von 1 cm Durchmesser feststellen. Allerdings scheinen die äußeren Bedingungen, unter denen die Pflanzen wachsen, einen Einfluß auf die Dauer der Erhaltung dieser embryonalen Zellen zu haben. Während sie z. B. an 1 cm großen Blättern eines unter Glasglocke im Topf gezogenen Exemplares noch vor-

Fig. 33. Utricularia reniformis. Regenerierendes Blatt. An der Spitze und auf der Spreite rechts Adventivsprosse; (Schwach vergr.)

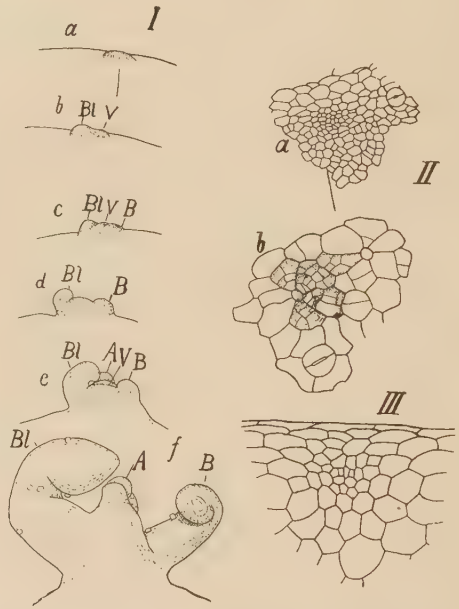

Fig. 34. *I* u. *II* Regeneration am Blatt v. U. reniformis. *I a—f* fortschreitende Entwicklung eines apicalen Regenerates; *A* Ausläufer; *Bl* Blatt; *B* Blase; *V* Vegetationspunkt; *II a* embryonale Zellgruppe an der Blattspitze; *b* Regeneration aus älteren Zellen in der Nähe des Blattrandes; *III* U. geminiloba; Blattspitze mit meristematischen Zellen. (Länge des Blattes 1 cm).

handen waren, fehlten sie schon an den gleich großen Blättern einer unbedeckt in hängendem Körbchen, also bedeutend trockener gehaltenen Pflanze. In manchen Fällen war diese Zellgruppe sogar zu einem kleinen Höcker vorgewölbt. Trennt man nun das Blatt von der Mutterpflanze, so ist diese embryonale Stelle bei der Regeneration in erster Linie begünstigt. Es bildet sich hier zunächst ein Vegetationspunkt, an dem sich innerhalb einiger Tage vier bis fünf andere Höcker radiär bilden (Fig. 34 *Ia—f*). Der erste Höcker wurde in der Regel zum Blatt, manchmal zum Aus-

läufer, in einem Falle konnte ich als erstes Organ eine Blase beobachten[1]). Es erinnert hier diese Aufeinanderfolge aller drei bei Utricularia vorkommenden Organtypen an einem radiären Sproß ganz an die Organbildung der Keimpflanzen und kann als Stütze für die von Goebel vertretene Auffassung, daß Ausläufer, Blätter und Blasen homologe Organe sind, angeführt werden. Bezüglich der übrigen, am Blatt von U. reniformis auftretenden Regenerate ist vor allem, wie schon bemerkt, ihre anfangs langsam fortschreitende Entwicklung hervorzuheben. Es läßt sich dies möglicherweise daraus erklären, daß diese sekundären Orte der Regeneration erst zur Bildung von neuen Vegetationspunkten befähigt sind, wenn bei dem Sproß an der Spitze sich schon eine gewisse Erschöpfung der Regenerationsfähigkeit geltend macht. Andererseits ist auch zu berücksichtigen, daß es sich hier um direkte Neubildungen aus schon in Dauerzustand übergegangenem Gewebe handelt, während der Sproß an der Spitze aus schon vorhandenem embryonalem Gewebe entstand. Auch diese sekundären Regenerate liegen in der Nähe des Blattrandes über den Endigungen von Gefäßbündeln oder doch in deren nächster Nähe. Fig. 34 *II b* zeigt einen solchen, noch sehr jungen Adventivsproß, es sind noch deutlich die ursprünglichen Epidermiszellen erkenntlich, aus deren Teilung er hervorging. — Alle meine Versuche stellte ich mit möglichst jungen Blättern an, nachdem sich gezeigt hatte, daß an einigen älteren (über 1 cm Durchmesser) die Regeneration unterblieb, doch ist damit nicht gesagt, daß bei einer größeren Anzahl von Versuchsblättern als mir wegen der Schwäche der Stammpflanzen zu Gebote stand, nicht auch an älteren Blättern noch Regeneration eintreten kann.

Wir sehen also, daß sich auch an den Blättern von U. reniformis bei der Regeneration eine gewisse Polarität noch äußert, allerdings nicht so deutlich, wie z. B. bei U. longifolia. Folgender Versuch ergibt dies vielleicht noch klarer. Um festzustellen, inwieweit die mehr nach der Blattmitte zu gelegenen Epidermispartien regenerationsfähig sind, trug ich bei drei Blättchen den ganzen Blattrand einschließlich der Spitze und der Endigungen der seitlichen Nerven mit der Schere ab und legte die Blattstücke wieder auf feuchten Torf aus. Nur ein Blatt (Fig. 35 *b*) überdauerte diese tiefgreifende Verletzung; nach 3 Wochen hatte sich der neue Blattrand mit Regeneraten bedeckt, die namentlich an der Spitze kräftig entwickelt schienen, wiewohl, wie gesagt, der embryonale

1) Auch bei einem von Goebel beobachteten Adventivsproß an der Spitze eines Primärblattes entstand als erstes Organ eine Blase (Fig. 35 *a*).

apikale Zellkomplex bereits entfernt war. Es zeigte sich also auch in diesem Falle, wo sämtliche Regenerate aus Dauergewebe hervorgegangen waren, eine gewisse Begünstigung der Blattspitze.

U. Dusenii, von der sich gleichfalls lebende, von Goebel in Brasilien gesammelte Pflanzen hier befinden, verhält sich in allem so ähnlich der U. reniformis, daß ich wohl nicht weiter auf sie mehr einzugehen brauche. Fig. 35*c*, *I* und *II* veranschaulichen am besten den Vorgang. Nur sei bemerkt, daß das kleinzellige Gewebe sich hier verhältnismäßig viel länger hält als bei U. reniformis. Auch vollständig erwachsene Blätter brachten noch Regenerate an der Spitze hervor. — Ebenso wies U. geminiloba den erwähnten Zellkomplex auf (Fig. 34 *III*). Nach den oben angeführten, an Alkoholmaterial gemachten Beobachtungen ist auch hier die Blattspitze die primär bevorzugte Regenerationsstelle. Auffallenderweise konnte ich bei anderen, ähnlich geformten Utricularien-Blättchen keine meristematischen Stellen in der Nähe der Blattspitze finden, z. B. U. globulariaefolia und U. tridentata.

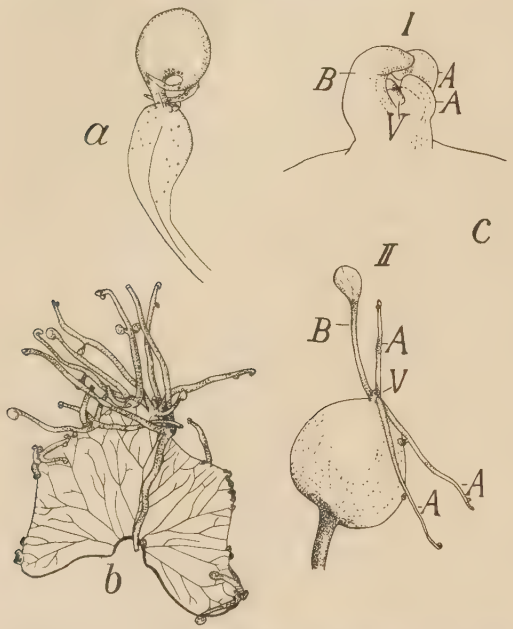

Fig. 35. *a* u. *b* Utricularia reniformis. *a* Primärblatt mit apicalen Adventivsproß; *b* Regeneration an einem Blatt, dessen Rand im Halbkreis abgetragen wurde. *c I* u. *II* Utricularia Dussenii; *I* 4 Tage altes Regenerat; *II* dasselbe Regenerat nach 10 Tagen.

Utricularia uliginosa.

Wesentlich anders verhalten sich die Blätter von U. uliginosa. Diese der U. coerulea sehr nahestehende auf Ceylon heimische Art hat schmale, lineal-lanzettliche Blätter, die eine Länge von etwa 3—4 cm erreichen bei einer Breite von 2—3 mm. Die Blätter zeigen ausgesprochenes Spitzenwachstum; auf ihrer Fläche, und zwar auf der Blattunterseite

tragen sie Blasen und Ausläufer, letztere sind nicht bei allen Blättern zu finden, namentlich fehlen sie meist bei solchen Pflanzen, die ziemlich trocken gehalten wurden, während ich sie z. B. bei Pflanzen, die in einer bis zum Rand im Wasser stehenden Schale kultiviert wurden, in großer Zahl antraf. Blasen und Ausläufer stehen über den beiden im Blatt verlaufenden Seitennerven oder (seltener!) über kleinen Auszweigungen von diesen. Sie finden sich dagegen niemals über dem Mittelnerv, selbst am Blattstiel ist ihre seitliche Stellung noch erkenntlich. Frisch abgetrennte Blätter zeigen außer fertigen oder jungen, doch schon in der Anlage erkenntlichen Blasen auch solche, die eben erst als Vegetationspunkt angelegt sind. An der Basis der Blasen und Ausläufer ist das Epidermisgewebe meist etwas kleinzelliger, öfters findet man auch schon neben der Blase zwischen dieser und dem Blattrand einen aus noch wenigen Zellen bestehenden Vegetationspunkt vor, der sich jedoch zunächst nicht weiter zu entwickeln scheint.

Legt man abgeschnittene Blättchen auf feuchtem Torf aus, so lassen sich nach etwa 5 Tagen auf der Blattunterseite an der Basis der Blasen bzw. Ausläufer, zwischen Blattrand und Blase Adventivsprosse beobachten, während die Blattspitze noch etwas weiter wächst, ohne an der Regeneration teilzunehmen. Wir haben also hier den Fall, daß die Polarität des Blattes bei der Regeneration unterdrückt ist durch das Vorhandensein zahlreicher sekundärer, regenerationsfähiger Stellen. Die von mir zuerst beobachteten Regenerate bestanden aus zwei kleinen zusammenhängenden Höckern, deren einer auf älteren Stadien sich zum Ausläufer entwickelt hatte, während der andere zum radiären Sproß wurde. Um festzustellen, ob der Ausläufer oder der Vegetationspunkt früher angelegt wird — eine Frage, die von Goebel bereits bei der Besprechung ähnlicher, an den Blättern von U. reticulata beobachteter Adventivsprosse aufgeworfen wurde (1890, l. c.) — wandte ich die Methode der direkten Beobachtung lebender Blätter an, wiewohl der Interzellularenreichtum des Blattes eine Untersuchung der lebenden Objekte sehr erschwert. Es wurde zu diesem Zwecke zunächst von zwei Blättchen mit dem Zeichenapparat ein genauer Plan aller darauf befindlichen Blasen bzw. Vegetationspunkte entworfen und alle Veränderungen an diesen Gebilden während 14 Tagen durch tägliches Zeichnen festgehalten. Die große Zahl der so gewonnenen Bilder scheidet etwaige durch die Undeutlichkeit des einzelnen Falles verursachte Fehler aus. Es zeigte sich hierbei, daß als erstes Gebilde ein Vegetationspunkt an der Basis einer Blase bzw. Ausläufers angelegt wird, an dem sich schon frühzeitig ein Ausläufer abgliedert. Als erstes Organ erscheint an dem so

entstandenen radiären Sproß ein Blatt, dem weitere Blätter und Ausläufer folgen (Fig. 36 *1—7*). Solche Regenerate bildeten sich sowohl neben völlig erwachsenen Blasen oder Ausläufern als auch neben ganz jugendlichen. In letzterem Falle trat eine so starke Hemmung des Wachstums der jungen Blase durch den rasch wachsenden Adventivsproß ein, daß es manchmal so aussah, als sei die Blase erst am Regenerat gebildet worden (Fig. 36 7). Auch bemerkte ich, daß die Blase verschiedentlich vollständig verkümmerte und daß dann nur mehr eine kleine Narbe von ihrem ursprünglichen Vorhandensein zeugte. Nur selten (an abgetöteten Versuchsblättern festgestellt!) sah ich, daß ein Regenerat scheinbar ohne Beziehung zu einer Blase auftrat, aber auch dann stets an Stellen, wo sich sonst normalerweise Blasen zu bilden pflegen. Vermutlich wurde in solchen Fällen ein ganz junger Blasenvegetationspunkt durch die neben ihn einsetzende Adventivsproßbildung vollständig unterdrückt. Wenigstens erhielt ich an einer großen Anzahl (30), ausgelegter Blattstückchen, deren Freisein von Vegetationspunkten oder Blasen ich vorher unter dem Mikroskop festgestellt hatte, keine Regeneration, trotzdem sie etwa 3 Wochen am Leben blieben. — Abtrennung der Blattspitzen, oder Verletzung der Blätter durch Einschnitte oder Nadelstiche blieben ohne Einwirkung auf den Verlauf der Regeneration.

Die Versuche, die ich mit der gelbblühenden afrikanischen U. prehensilis ausführte, ergaben das gleiche Resultat wie die mit U. uliginosa. Die Blätter dieser Art (Fig. 37) haben dieselbe Form und tragen ebenfalls auf der Unterseite Blasen; Ausläufer fand ich nicht vor. Die Bildung der Adventivsprosse erfolgt ebenfalls an der Basis der Blasen und beginnt mit der Anlage eines Vegetationspunktes, an dem sehr bald ein Blatt oder Ausläufer auftritt.

Ähnliche Beziehungen der Adventivsprosse zu den blattständigen Blasen fand ich auch bei U. triloba. Fig. 38 stellt das abgetrennte Primärblatt eines Keimlings dar, das an der Basis einer der randständigen Blasen regenerierte. Der Adventivsproß liegt auf der von der Blattspitze abgewendeten Seite der Blase, wie dies auch bei U. peltata und U. rosea der Fall zu sein pflegt. Die an der Blattspitze befindlichen Blasen hatten sich erst nach dem Abschneiden des Blattes gebildet.

Andere mit U. longifolia gemachte Versuche sollen im folgenden in anderem Zusammenhang besprochen werden. Hier sei nur ein Experiment angeführt, das ich an Keimpflanzen dieser Art machte. An fünf Pflänzchen, die bereits mehrere Laubblätter trugen, zerstörte ich den Sproßvegetationspunkt. Nach kurzer Zeit hatten sich an den Spitzen der meisten Blätter Adventivsprosse gebildet. Es zeigt dieser

Versuch, daß die Trennung von dem Hauptvegetationspunkt nicht die Trennung von der Sproßachse bei der Regeneration das wesentliche ist. Übrigens konnte ich bei U. longifolia niemals Regenerationserscheinungen durch Verletzung von Blättern, die noch im Zusammenhang mit der Pflanze standen, erhalten, trotzdem ich bei einer großen Anzahl die Spitze entfernte, Nadelstiche oder Einschnitte machte.

Bei den folgenden Versuchen war der zugrunde liegende Gedanke, die Umbildung von Blättern in Ausläufer oder umgekehrt auf

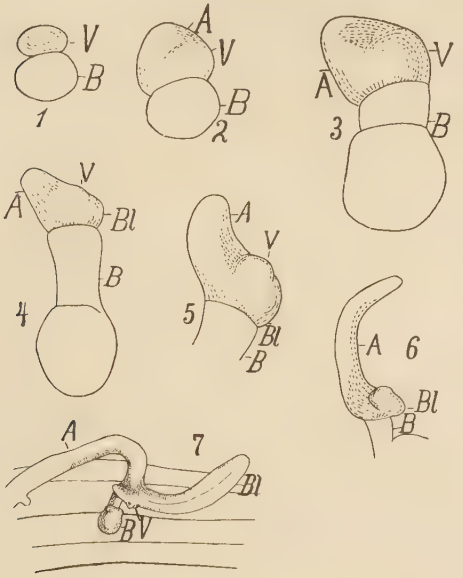

Fig. 36. 1—7 Utricularia uliginosa. Fortschreiterde Entwicklung eines Regenerates; *B* Blase; *V* Vegetationspunkt; *A* Ausläufer; *Bl* Blatt; (die einzelnen Fig. sind verschieden stark vergrößert. 1—3 u. 4—5 gleich stark vergr.).

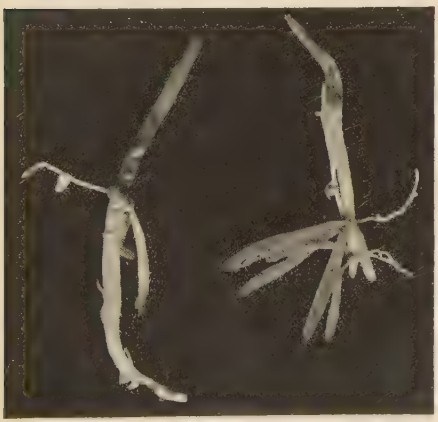

Fig. 37. Utricularia prehensilis. Regenerate an abgetrennten Blättern.

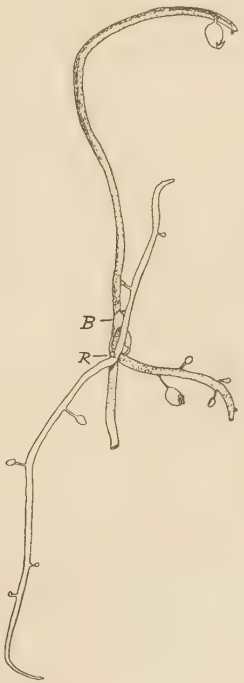

Fig. 38. Utricularia triloba. Abgetrenntes Primärblatt (vgl. Fig. 24 *c*) nach 6 Wochen; *B* Blase; *R* an deren Basis entsandenes Regenerat.

experimentellem Weg. Es sei hier gleich vorweggenommen, daß die einzelnen Arten sehr verschieden reagierten, während U. longifolia sich als ein verhältnismäßig williges Objekt erwies, hatte ich bei U. uliginosa nur in einem Falle ein positives Resultat. Offenbar ist eben trotzdem die Uliginosa-Blätter äußerlich einen Ausläufer ähnlicheren Charakter besitzen als die von U. longifolia, bei letzteren der Zustand ein bedeutend labilerer, daher auch spontan ebenso wie bei U. bryophylla hier solche Umbildungsformen zutage treten können.

Utricularia uliginosa.

Nachdem Goebel schon früher (1890) bei U. reticulata das Auftreten von Ausläufern an abgerissenen im Wasser schwimmenden Infloreszenzen statt der Vorblätter beschrieben hatte, wollte ich bei dieser Art zu demselben Resultat durch den Versuch gelangen.

Ein Rasenstück der Pflanze, das bereits junge Infloreszenzen verschiedenen Alters gebildet hatte, wurde in einem Glaszylinder mit Nährlösung submers gehalten. Nach zirka sechswöchentlicher Kultur wurden die Infloreszenzen, die bald nach der Unterwassersetzung ihr Wachstum eingestellt hatten, gelb und starben ab; die Pflanze erhielt sich noch über 2 Monate am Leben, ohne sich zu verändern, außer einer bedeutenden Verschmälerung der unter Wasser neuentstandenen jungen Blätter, gegenüber den an der Luft gewachsenen. Auch der Versuch, durch gleichzeitigen Lichtentzug die unter Wasser getauchten Pflanzen zu veranlassen anstelle der Bracteen Ausläufer zu bilden, blieb ergebnislos, und zwar sowohl bei einer Kultur, die fast im Dunkeln gehalten wurde (nur durch den Glasdeckel des Gefäßes erhielten die Pflanzen gedämpftes Oberlicht) als auch bei einer solchen, die nur an einem schlecht beleuchteten Ort (unter einem Tisch des Gewächshauses) stand. Außerdem hatte ich wiederholt Gelegenheit, Blätter und Infloreszenzen zu beobachten, die in seichtem Wasser gewachsen waren — bei sehr naßgehaltenen Kulturen, die zum Teil in Wasser standen — und bemerkte keinen Fall von Umbildung. Deshalb wurden die Versuche an ganzen Pflanzen nicht weiter fortgesetzt, sondern ich arbeitete mit abgeschnittenen Infloreszenzen und Blättern. Allerdings ist dabei zu berücksichtigen, daß die Erscheinungen der Regeneration die Sachlage etwas komplizieren.

Zunächst versenkte ich mittels umgestürzter Reagensröhren sechs abgeschnittene Infloreszenzen in Nährlösung; die erwartete Regeneration

blieb jedoch aus und die Blütenschäfte gingen zugrunde. Auch einige abgeschnittene, an der Schnittfläche sofort mit Gipsbrei verschlossene Infloreszenzen, die umgekehrt in eine Torfplatte gesteckt wurden, die den Deckel eines mit Nährlösung gefüllten Glases bildete, zeigten unter

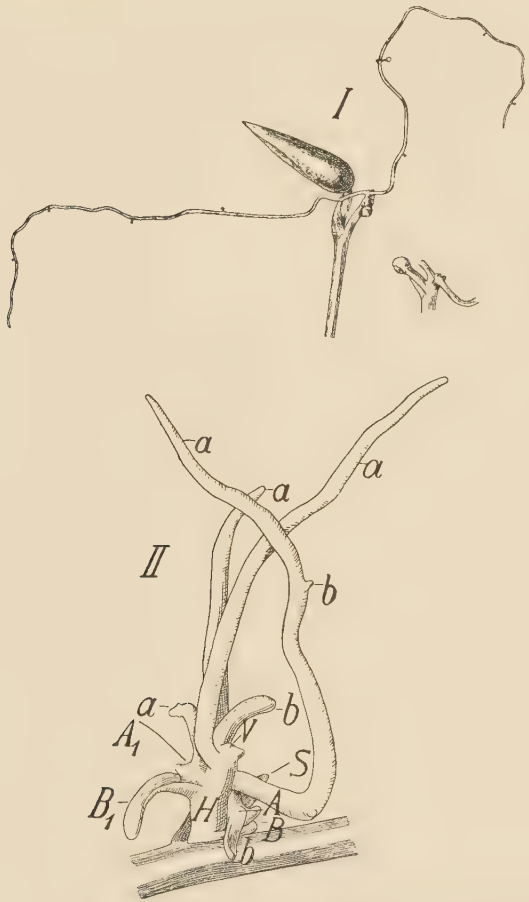

Fig. 39. *I* u. *II* Utricularia uliginosa. Adventivsproßbildnng an abgeschnittenen Infloreszenzen. *H* Adventivsproß; *B* erstes schuppenförmiges Blatt, in dessen Achsel Sproß *A*; B_1 zweites Blatt, in dessen Achsel Sproß A_1; *V* Vegetationspunkt des Adventivsprosses; *b* Blätter; *a* Ausläufer.

Wasser keine Regeneration. Es trat lediglich eine starke Aufkrümmung der Blüten zur normalen Lage ein. Dagegen regenerierten einige, auf gleiche Weise behandelte Blätter unter Wasser, jedoch in der normalen

oben beschriebenen Weise. Mehr Erfolg hatte das bloße Abschneiden der Infloreszenzen und Auslegen auf nassem Torf. In diesem Falle erhielt ich ziemlich regelmäßig radiäre Adventivsprosse in den Achseln der Hochblätter, an der Basis einer gehemmten Seitenblüte (vgl. U. intermedia Luetzelburg l. c.), (Fig. 39 *I* und *II*). In Fig. 39*II* sei auf die eigenartige Achselsproßbildung A und A_1 bei den beiden ersten Blättern B_1 und B_2 hingewiesen, die sonst bei Sprossen von Utricularia nicht vorzukommen scheint und an die Bildungen bei Genlisea spec. (s. o.) erinnert.

Die Versuche, andere Blätter der Pflanze als Ausläufer weiter wachsen zu lassen, mißlangen ebenfalls. Außer den schon erwähnten Versuchen mit den abgeschnittenen in Gipsbrei gesteckten Blättern und dem Versuch mit Unterwassersetzen und gleichzeitigem Verdunkeln ganzer Pflanzen stellte ich noch eine Reihe ähnlicher Versuche an. Eine Kultur wurde einige Monate an einem halbdunkeln Platze aufbewahrt. Die Blätter der Pflanze wurden wohl schmal, fast fadenförmig, behielten aber immer noch ihren Blattcharakter bei. Abgetrennte Blätter wurden mit der Spitze in feuchten Torf gesteckt und die Spitze, falls sie wieder zur Oberfläche des Torfstückes emporwuchs, wieder unter den Torf gesteckt. Ich erreichte dadurch allerdings ein ungewöhnliches Weiterwachsen des Blattes bis zur dreifachen normalen Länge, allein keine Umbildung in Ausläufer. Die Regeneratbildung an der Basis der Blasen trat wie sonst an diesen Blättern ein. Auch die Abtrennung ganz junger an dem Vegetationspunkt von Regeneraten gebildeter Blättchen, teils mit, teils ohne diesen Vegetationspunkt, und ihre Weiterkultur am Licht oder in Dunkelheit war ohne Erfolg. Dagegen erhielt ich bei 20 abgetrennten Blattspitzen erwachsener Blätter, die ich zur Regeneration an der Spitze veranlassen wollte, an einer ein typisches Weiterwachsen als Ausläufer (Fig. 40). Die Spitze wuchs fadenförmig aus und bohrte sich in das Substrat ein. Außerdem erfolgte an zwei Stellen, wo junge Blasen standen, normale Regeneration. Wenn dieser Erfolg auch der einzige war, den ich bei dieser Art zu verzeichnen hatte, so bleibt er doch insofern bemerkenswert, als einerseits ein solches Vorkommen bei Blättern dieser Art normal nicht beobachtet

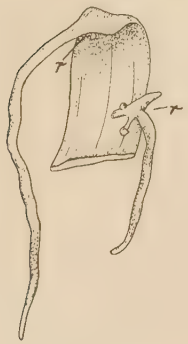

Fig. 40. Utricularia uliginosa. In einen Ausläufer übergegangene, abgetrennte Blattspitze; *r* Regenerate.

wurde, andererseits dadurch wenigstens die Möglichkeit einer Umbildung erwiesen ist.

Utricularia longifolia.

Von den Experimenten, die ich mit U. longifolia machte, seien zunächst die mit ganzen Pflanzen ausgeführten erwähnt. Watson[1]) berichtet, er habe durch einfaches Einleiten von Blättern in mit Wasser gefüllte Gefäße Umbildungserscheinungen bekommen. Der von mir zweimal wiederholte Versuch mit ganzen blättertragenden Ausläufern, die mit der Mutterpflanze im Zusammenhang standen, blieb resultatlos. Erst nachdem durch Zufall einer der Ausläufer abknickte, erschienen Regenerate an den Blattspitzen. Dies legt mir die Vermutung nahe, ob nicht bei Watson's Pflanzen eine Schädigung der Hauptvegetationspunkte vorlag. Pflanzen, die zeitweilig längere Zeit (1 Monat) im Halbdunkel gezogen wurden, zeigten eine starke Reduktion der Blattspreiten und vielfach Regenerationserscheinungen an den Blattspitzen. Auch schien es, als ob sich viel mehr umgebildete Blätter als an normalen Pflanzen in den Kulturen befänden. Um nachzuprüfen, inwieweit hierbei die Verdunkelung der Blätter oder eine Schädigung der Sproßvegetationspunkte der Pflanze durch den Lichtentzug das Ausschlaggebende war, bedeckte ich an normalen Pflanzen die Blattspitzen von ca. 30 jungen Blättern mit Staniolhauben. Merkwürdigerweise zeigte sich an fünf Blättchen Regeneration. Ob dies vielleicht durch die Verhinderung der Transpiration oder Verhinderung der Assimilation der Blattspitze und ein dadurch bedingtes lokales Überwiegen der Aschenbestandteile bewirkt wurde, oder ob vielleicht die mechanisch bewirkte Unterdrückung des Weiterwachsens der Blattspitze durch den Druck des Staniolhütchens die Ursache war, vermag ich nicht anzugeben.

Besser als mit ganzen Pflanzen gelangen die Versuche mit abgeschnittenen Blättern. Mit großer Regelmäßigkeit konnte ich eine Umbildung der Blattspitze zum Ausläufer bei einem hohen Prozentsatz der Blätter bekommen, wenn ich die Spitze in feuchtem Torf vom Licht abgeschlossen hielt. Es gelangen die Versuche nur bei Blättchen von bis 2 cm Länge (Fig. 41 *I* und *II* geben zwei Versuchsblätter

1) Watson, W., Prolification in Utricularia. Gardn. Chronicle 1888, Vol. III, pag. 360.

wieder). Vielfach trat, nachdem schon eine Streckung der Blattspitze erfolgt war, noch Regeneration an einer weiter zurück liegenden Stelle ein (vgl. Fig. 41 *II*), wodurch man leicht in Versuchung kommen könnte, den Ausläufer als an diesem Sproß entstanden aufzufassen. Da jedoch der Ausläufer ausnahmslos die Verlängerung des Blattes bildete, und da ich auch regeneratfreie Umbildungen (Fig. 41 *I α* und *β*) sehr häufig bekam, so ist diese Ansicht wohl hinfällig. Die Reaktionszeit schwankte je nach Alter der Blättchen und der Jahreszeit, in der die Versuche gemacht wurden zwischen 14 Tagen und 1 Monat. Schließlich versuchte ich, auch einige abgetrennte Blättchen, deren Wunde ich mit Wachs verschloß, unter Wasser regenerieren zu lassen. Bei allen (20) zum Versuch ver-

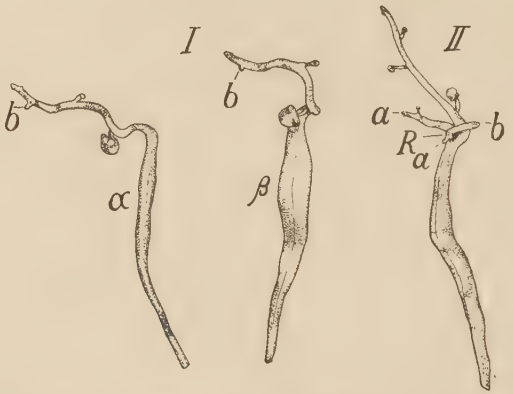

Fig. 41. *I* u. *II* Utricularia longifolia. Experimentell in Ausläufer umgebildete Blätter. *Iα* Flächenansicht. *Iβ* Seitenansicht; *b* junge Blätter; *a* Ausläufer; *R* Adventivsproß.

wendeten Blättern erfolgte die Regeneration normal an der Spitze, ohne deren Streckung oder gar Umbildung zum Ausläufer. Ich möchte daraus folgern, daß bei den geschilderten erfolgreichen Umbildungsversuchen die vollständige Verhinderung der Assimilationstätigkeit, wie sie durch Verdunkelung bewirkt wird, nicht etwa die Erhöhung der Feuchtigkeit bei dem Einstecken der Spitze in den nassen Torf das treibende Moment war.

Am Licht kultivierte Ausläuferstücke, teils auf nassem Torf gelegt, teils in Nährlösung schwimmend kultiviert, waren nicht in Blätter überzuführen, weder bei U. longifolia noch bei U. uliginosa. Es trat lediglich Chlorophyllbildung ein.

Zum Schluß seien die Hauptergebnisse meiner Arbeit nochmals kurz zusammengefaßt.

Alle bisher untersuchten Arten von Genlisea haben als unterirdische Organe nach einem Typ gebaute Schlauchblätter.

Bei einer Art von Genlisea wurde Verzweigung des Stämmchens durch Achselsproßbildung gefunden.

Genlisea besitzt eine ähnliche Regenerationsfähigkeit wie Utricularia.

U. dichotoma und U. volubilis können als Übergangsformen von den primitiven australischen Landutricularien zu den höheren aufgefaßt werden.

Auch der anatomische Bau der primitiven australischen Utricularien und der Übergangsformen weist auf die nahe Verwandtschaft von Utricularia mit Polypompholyx hin.

Die primitiven Landutricularien sind nach den bisherigen Untersuchungen zu schließen auf Australien beschränkt, wo aber auch höhere Formen vorkommen.

U. longeciliata (= Polypompholyx laciniata) gehört auch nach dem Bau ihrer vegetativen Organe zu den höheren Landutricularien.

Den Infloreszenzen und Blütenstielen aller untersuchter Utricularien und Genliseen fehlen normal gebaute Leitbündel.

Die bisher untersuchten Utricularien lassen sich nach dem Bau der Blasen in Gruppen zusammenfassen. Eine Unterscheidung der Arten nach den Blasen allein ist nicht immer möglich.

In den Blüten von Genlisea werden nur zwei Staubgefäße angelegt.

Die Samenanlagen von Genlisea besitzen an der Chalaza und an der Mikropyle Nährgewebe.

Auch Genlisea bildet Endospermhaustorien aus.

Die Blätter von U. reniformis und U. Dusenii lassen bei der Regeneration Polarität erkennen.

Bei den Arten, deren Blätter normal Blasen tragen, werden Adventivsprosse nur an Stellen, wo Blasen stehen oder angelegt werden, ausgebildet.

Auch die Infloreszenzen von Landutricularien können zur Adventivsproßbildung aus der Achsel der Hochblätter gebracht werden.

Die Blätter von U. uliginosa können in Ausläufer umgebildet werden.

Die Blätter von U. longifolia können durch Abschneiden und gleichzeitige Verdunkelung an der Spitze veranlaßt werden, in Ausläufer überzugehen.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat von Goebel, von dem ich die Anregung zur vorliegenden Arbeit erhielt, bin ich für das große Interesse, mit dem er derselben folgte, für seine wertvollen Ratschläge und für die gütige Überlassung und Beschaffung des schönen Materials zu großem Dank verpflichtet.

Lebenslauf.

Ich wurde am 17. Oktober 1889 zu Nürnberg als Sohn des Kgl. Landgerichtsrates Max Merl und seiner Gemahlin Marie, geb. Haller geboren. Nach beendeter Volksschulzeit besuchte ich zuerst das humanistische Gymnasium in Erlangen (1899—1901), dann das Maximiliansgymnasium in München, das ich im Sommer 1908 absolvierte. Nach meiner Immatrikulation im Herbste desselben Jahres widmete ich mich dem Studium der Naturwissenschaften an der hiesigen Ludwig-Maximilians-Universität. Außerdem war ich für meine chemischen und physikalischen Studien Hörer an der technischen Hochschule. Seit Sommer 1912 war ich Assistent am hiesigen pflanzenphysiologischen Institut.

Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren: v. Baeyer, Doflein, Ebert, v. Goebel, Günther, v. Groth, Hegi, v. Hertwig, Muthmann, Oebbeke, Renner, v. Röntgen, Rothpletz.